59.06(494) G2

The American Museum of Natural History

1869
THE LIBRARY

REVUE SUISSE

DE

ZOOLOGIE

59.06(494) G2
Exc 3

REVUE SUISSE
DE
ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

DE GENÈVE

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
1969

TABLE DES MATIÈRES

Tome 76 — 1969

Fascicule 1

Nos		Pages
1.	BEIER, M. Ein wahrscheinlich troglobionter *Pseudochthonius* (Pseudoscorp.) aus Brasilien.	1-2
2.	DUBOIS, Georges. Notes Helminthologiques II: *Diplostomatidae* Poirier et *Cyathocotylidae* Poche (Trematoda)	3-22
3.	FISCHER, Jürg. Zur Fortpflanzungsbiologie von *Chironomus nuditarsis* Str.	23-56
4.	PILLERI, G. On the Behaviour of the Amazon Dolphin, *Inia geoffrensis* in Beni (Bolivia).	57-92
5.	MEYER, Dietrich. Der Einfluss von Licht und Temperaturschwankungen auf Verhalten und Fekundität des Lärchenwicklers *Zeiraphera diniana* (Gn.) (Lepidoptera: Tortricidae)	93-142
6.	GISIN, Hermann et Maria Manuela da GAMA. Espèces nouvelles de *Pseudosinella* cavernicoles (Insecta: Collembola) . . .	143-182
7.	CONDÉ, B. et P. SCHAUENBERG. Reproduction du Chat forestier d'Europe *(Felis silvestris* Schreber) en captivité	183-210
8.	SCHAUENBERG, Paul. Contribution à l'étude du Tapir pinchaque *Tapirus pinchaque*. Roulin 1829.	211-256
9.	— Le lynx *Lynx lynx* (L.) en Suisse et dans les pays voisins	257-288

Fascicule 2

10.	GISIN, Hermann et Maria Manuela da GAMA. Deux espèces nouvelles de *Pseudosinella* cavernicoles (Insecta: Collembola)	289-296
11.	BASLER, Walter. Untersuchung der Nervenwirkung bei *Antheraea pernyi* Guer. (Lep.) unter besonderer Berücksichtigung der dorso-longitudinalen Flugmuskeln	297-362
12.	BÜTTIKER, W. First Records of eye-frequenting Lepidoptera from Nepal	363-370
13.	WEHNER, Rüdiger. Die optische Orientierung nach Schwarz-Weiss-Mustern bei verschiedenen Grössenklassen von *Cataglyphis bicolor* Fab. (Formicidae, Hymenoptera) . .	371-382

Nos Pages

14. Gätzi, Vreni. Ossifikation der Extremitäten des Kaninchens *(Oryctolagus cuniculus)* 382-386
15. Vachon, Max. Remarques sur la famille des Syarinidae J. C. Chamberlin (Arachnides, Pseudoscorpions) à propos de la description d'une nouvelle espèce: *Pseudoblothrus thiebaudi*, habitant les cavernes de Suisse 387-396
16. Besuchet, Claude. Psélaphides paléarctiques. Espèces nouvelles et notes synonymiques. III. (Coleoptera) 397-420
17. Aellen, V. et P. Strinati. Liste des chiroptères de la Tunisie. . 421-432
18. Schauenberg, Paul. L'identification du Chat forestier d'Europe *Felis s. silvestris* Schreber 1777 par une méthode ostéométrique 433-442
19. Heusser, H. Die Lebensweise der Erdkröte, *Bufo bufo (L.)*; Das Orientierungsproblem. 443-518
20. Ruch, Willy. Die Reifung des hypothalamo-neurohypophysären Systems bei Nesthockern und Nestflüchtern 519-564
21. Kass-Simon, Gabriele. The Regeneration Gradients and the Effects of Budding, Feeding, Actinomycin and R Nase on Reconstitution in *Hydra attenuata* Pall.. 565-600

Fascicule 3

22. Ingold, P., A. Portmann und B. Tschanz. Individuelle Beziehung der Eltern zu ihrem Jungen bei Tordalken *(Alca torda L.)*. (Zusammenfassung) 602
23. Hess, Oswald. Veränderungen der Chromosomenstruktur und ihre Beziehungen zur genetischen Funktion 603-641
24. Hadorn, E., H. Hauri, P. Müller und E. Steiner. Transplantationsexperimente mit Imaginalanlagen von *Tenebrio molitor* L. 642-649
25. Klenk, Karl. Oekologische Beobachtungen am Rotfuchs, *Vulpes vulpes* (L.). 649-656
26. Kaiser, G. und W. Huber. Beziehungen zwischen Körpergrösse und Wurfgrösse beim Haushund. 656-673
27. Lüps, P. und W. Huber. Metrische Beziehungen zwischen Kopf- und Rumpflänge beim Haushund. 673-680
28. Wandeler, I. und W. Huber. Zum Altersaufbau der bernischen Feldhasenbestände im Jahre 1967. 680-686
29. Wandeler, A. und W. Huber. Gewichtswachstum und jahreszeitliche Gewichtsschwankungen bei Reh und Gemse . . . 686-694
30. Rahm, U. Zur Fortpflanzungsbiologie von *Tachyoryctes ruandae* (Rodentia, Rhizomyidae) 695-702

Nos Pages

31. Haefelfinger, HR. Contribution à la systématique des Glossodoridiens méditerranéens (Gastropoda, Opisthobranchia) . 703-710
32. Müller, Fabiola. Zur Phylogenese des sekundären Kiefergelenks: Zeugniswert diarthognather Fossilien im Lichte neuer ontogenetischer Befunde. 710-715
33. Boletzky, S. v. Zum Vergleich der Ontogenesen von *Octopus vulgaris*, *O. joubini* und *O. briareus*. 716-726
34. Fischer J. und S. Rosin. Das larvale Wachstum von *Chironomus nuditarsis* Str. 727-734
35. Römer, F. und S. Rosin. Untersuchungen über die Bedeutung der Flugtöne beim Schwärmen von *Chironomus plumosus* L. 734-740
36. Leuthold, R. H. Ein Spurpheromon aus den Hinterbeinen bei der Ameise *Crematogaster ashmeadi* Mayr (Myrmicinae) . 741-743
37. Dübendorfer, A. Proliferationsdynamik atelotypischer Imaginalscheibenkulturen von *Drosophila melanogaster* 744-750
38. Weiss, Niklaus. Untersuchungen über eine Immunität gegen Mikrofilarien der Art *Dipetalonema viteae* Krepkogorskaja 1933 bei *Meriones libycus* und beim Hamster. 750-760
39. Pilleri, George und Carola Kraus. Zum Aufbau des Cortex bei Cetaceen 760-767
40. — und Margarete Gihr. Relatives Hirngewicht der Cetacea 767-779
41. Rich, F. und P. Tardent. Untersuchungen zur Nematocyten-Differenzierung bei *Hydra attenuata* Pall. 779-787
42. Weideli, H., E. Kubli und P. S. Chen. RNS-Synthese bei Drosophilalarven 788-797

Fascicule 4

43. Glaus-most, Luzia. Zur Lichtreaktion der isolierten Froschiris 799-848
44. Goldsmith, N. F., H. Huggel and H. K. Ury. Serum electrolytes and clotting factors in rats during blood loss by cardiac puncture: Effect of Norethynodrel with Mestranol on serum Magnesium 849-864
45. Briegel-Hanimann, Franziska. Ionenaustauschchromatographische Untersuchungen der freien Aminosäuren und Derivate während der Embryogenese bei Amphibien . . . 865-901
46. Maeder, A.-M. Trématodes de Batraciens de Côte d'Ivoire . . 903-918
47. Fioroni, Pio. Zum embryonalen und postembryonalen Dotterabbau des Flusskrebses (*Astacus;* Crustacea malacostraca, Decapoda) 919-946
48. Bourdon, Roland. *Xanthias punctatus* (H. Milne Edwards), nouvel hôte pour *Gigantione moebii* Kossmann. 947-952

Nos Pages

49. CERNOHORSKY, W. O. The types of the Lamarck Collection in the Museum d'Histoire Naturelle in Geneva. Recent Mollusca of the Genera *Mitra*, *Columbella* (part) and *Cancellaria* (part) 953-994

50. PILLERI, G. und M. GIHR. Das Zentralnervensystem der Zahn- und Bartenwale 995-1037

51. MAHNERT, Volker. Funde von *Myotis oxygnathus* (Monticelli) 1885 in Nordtirol (Oesterreich) und in der Schweiz 1039-1044

52. DOBER, E. und P. A. TSCHUMI. Entwickeln sich die Extremitäten von *Xenopus laevis* Daud. ohne Epidermisleiste ? 1046-1055

53. DU BOIS, A. M., R. MARTIN DU PAN, B. KOECHLI et A. M. HYDE. Effets de l'exercice physique sur la teneur en RNA des motoneurones 1055-1063

54. MISLIN, Hans. Erregungsleitung und Erregungsausbreitung in der Vena portae der weissen Maus *(Mus musculus f. alba)* 1063-1070

55. SCHMID, V. und P. TARDENT. Zur Gametogenese von *Podocoryne carnea* M. Sars. 1071-1078

56. VOGEL, Peter. Beobachtungen zum intraspezifischen Verhalten der Hausspitzmaus (*Crocidura russula* Hermann, 1870) . . 1079-1086

57. WEHNER, Rüdiger und Reiner SCHÜMPERLI. Das Aktionsspektrum der phototaktischen Spontantendenz bei *Drosophila melanogaster* 1087-1095

58. ZISWILER, V. Adaptive Radiation innerhalb der Prachtfinkengattung *Erythrura* Swainson 1095-1105

59. BRUDERER, B. und J. JOSS. Methoden und Probleme der Bestimmung von Radarquerschnitten frei fliegender Vögel. . . . 1106-1118

60. SCHOLL, A. und H. M. EPPENBERGER. Multiple Formen der Kreatin Kinase bei Fischen 1119-1131

61. WEHRLIN, J. und B. TSCHANZ. Cliff-Response bei Trottellumen *(Uria aalge)* 1132-1145

INDEX DES AUTEURS

PAR

ORDRE ALPHABÉTIQUE

Pages

AELLEN, V. et P. STRINATI. Liste des chiroptères de la Tunisie . . . 421-432

BASLER, Walter. Untersuchung der Nervenwirkung bei *Antheraea pernyi* Guer. (Lep.) unter besonderer Berücksichtigung der dorso-longitudinalen Flugmuskeln 297-362

BEIER, M. Ein wahrscheinlich troglobionter *Pseudochthonius* (Pseudoscorp.) aus Brasilien 1-2

BESUCHET, Claude. Psélaphides paléarctiques. Espèces nouvelles et notes synonymiques. III. (Coleoptera). 397-420

BOLETSKY, S. v. Zum Vergleich der Ontogenesen von *Octopus vulgaris*, *O. joubini* und *O. briareus*. 716-726

BOURDON, Roland. *Xanthias punctatus* (H. Milne Edwards), nouvel hôte pour *Gigantione moebii* Kossmann. 947-952

BRIEGEL-HANIMANN, Franziska. Ionenaustauschchromatographische Untersuchungen der freien Aminosäuren und Derivate während der Embryogenese bei Amphibien 865-901

BRUDERER, B. und J. JOSS. Methoden und Probleme der Bestimmung von Radarquerschnitten frei fliegender Vögel 1106-1118

BÜTTIKER, W. First Records of eye-frequenting Lepidoptera from Nepal 363-370

CERNOHORSKY, W. O. The types of the Lamarck Collection in the Museum d'Histoire Naturelle in Geneva. Recent Mollusca of the Genera *Mitra*, *Columbella* (part) and *Cancellaria* (part) . . 953-994

CONDÉ, B. et P. SCHAUENBERG. Reproduction du Chat forestier d'Europe *(Felis silvestris* Schreber) en captivité. 183-210

DOBER, E. und P. A. TSCHUMI. Entwickeln sich die Extremitäten von *Xenopus laevis* Daud. ohne Epidermisleiste ? 1046-1055

DÜBENDORFER, A. Proliferationsdynamik atelotypischer Imaginalscheibenkulturen von *Drosophila melanogaster*. 744-750

DUBOIS, Georges. Notes Helminthologiques II: *Dipostomatidae* Poirier et *Cyathocotylidae* Poche (Trematoda) 3-22

Page

DU BOIS, A. M., R. MARTIN DU PAN, B. KOECHLI et A. M. HYDE. Effets de l'exercice physique sur la teneur en RNA des motoneurones 1055-1063

FIORONI, Pio. Zum embryonalen und postembryonalen Dotterabbau des Flusskrebses (*Astacus*; Crustacea malacostraca, Decapoda) 919-946

FISCHER, Jürg. Zur Fortpflanzungsbiologie von *Chironomus nuditarsis* Str. 23-56

FISCHER, J. und S. ROSIN. Das larvale Wachstum von *Chironomus nuditarsis* Str. 727-734

GÄTZI, Vreni. Ossifikation der Extremitäten des Kaninchens *(Oryctolagus cuniculus)* 383-386

GISIN, Hermann et Maria Manuela da GAMA. Espèces nouvelles de *Pseudosinella* cavernicoles (Insecta: Collembola) 143-182

— et Maria Manuela da GAMA. Deux espèces nouvelles de *Pseudosinella* cavernicoles (Insecta: Collembola). 289-296

GLAUS-MOST, Luzia. Zur Lichtreaktion der isolierten Froschiris . . 799-848

GOLDSMITH, N. F., H. HUGGEL and H. K. URY. Serum electrolytes and clotting factors in rats during blood loss by cardiac puncture: Effect of Norethynodrel with Mestranol on serum Magnesium . 849-864

HADORN, E., H. HAURI, P. MÜLLER und E. STEINER. Transplantationsexperimente mit Imaginalanlagen von *Tenebrio molitor* L. . . . 642-649

HAEFELFINGER, HR. Contribution à la systématique des Glossodoridiens méditerranéens (Gastropoda, Opisthobranchia) . . . 703-710

HESS, Oswald. Veränderungen der Chromosomenstruktur und ihre Beziehungen zur genetischen Funktion 603-641

HEUSSER, H. Die Lebensweise der Erdkröte, *Bufo bufo (L.)*; Das Orientierungsproblem 443-518

INGOLD, P., A. PORTMANN und B. TSCHANZ. Individuelle Beziehung der Eltern zu ihrem Jungen bei Tordalken *(Alca torda L.)*. (Zusammenfassung) 602

KAISER, G. und W. HUBER. Beziehungen zwischen Körpergrösse und Wurfgrösse beim Haushund 656-673

KASS-SIMON, Gabriele. The Regeneration Gradients and the Effects of Budding, Feeding, Actinomycin and R Nase on Reconstitution in *Hydra attenuata* Pall 565-600

KLENK, Karl. Oekologische Beobachtungen am Rotfuchs, *Vulpes vulpes* (L.) 649-656

LEUTHOLD, R. H. Ein Spurpheromon aus den Hinterbeinen bei der Ameise *Crematogaster ashmeadi* Mayr (Myrmicinae) 741-743

LÜPS, P. und W. HUBER. Metrische Beziehungen zwischen Kopf- und Rumpflänge beim Haushund 673-680

MAEDER, A.-M. Trématodes de Batraciens de Côte d'Ivoire 903-918

Nos Pages

MAHNERT, Volker. Funde von *Myotis oxygnathus* (Monticelli) 1885 in Nordtirol (Oesterreich) und in der Schweiz 1039-1044

MEYER, Dietrich. Der Einfluss von Licht und Temperaturschwankungen auf Verhalten und Fekundität des Lärchenwicklers *Zeiraphera diniana* (Gn.) (Lepidoptera: Tortricidae) 93-142

MISLIN, Hans. Erregungsleitung und Erregungsausbreitung in der Vena portae der weissen Maus *(Mus musculus f. alba)* 1063-1070

MÜLLER, Fabiola. Zur Phylogenese des sekundären Kiefergelenks: Zeugniswert diarthognather Fossilien im Lichte neuer ontogenetischer Befunde 710-715

PILLERI, G. On the Behaviour of the Amazon Dolphin, *Inia geoffrensis* in Beni (Bolivia) 57-92
— und Margarete GIHR. Relatives Hirngewicht der Cetacea . . 767-779
— und M. GIHR. Das Zentralnervensystem der Zahn- und Bartenwale 995-1037
— und Carola KRAUS. Zum Aufbau des Cortex bei Cetaceen . . 760-767

RAHM, U. Zur Fortpflanzungsbiologie von *Tachyoryctes ruandae* (Rodentia, Rhizomyidae) 695-702

RICH, F. und P. TARDENT. Untersuchungen zur Nematocyten-Differenzierung bei *Hydra attenuata* Pall 779-787

RÖMER, F. und S. ROSIN. Untersuchungen über die Bedeutung der Flugtöne beim Schwärmen von *Chironomus plumosus* L. . . . 734-740

RUCH, Willy. Die Reifung des hypothalamo-neurohypophysären Systems bei Nesthockern und Nestflüchtern 519-564

SCHAUENBERG, Paul. Contribution à l'étude du Tapir pinchaque *Tapirus pinchaque* Roulin 1829 211-256
— Le lynx *Lynx lynx* (L.) en Suisse et dans les pays voisins . . . 257-288
— L'identification du Chat forestier d'Europe *Felis s. silvestris* Schreber 1777 par une méthode ostéométrique 433-442

SCHMID, V. und P. TARDENT. Zur Gametogenese von *Podocoryne carnea* M. Sars 1071-1078

SCHOLL, A. und H. M. EPPENBERGER. Multiple Formen der Kreatin Kinase bei Fischen. 1119-1131

VACHON, Max. Remarques sur la famille des Syarinidae J. C. Chamberlin (Arachnides, Pseudoscorpions) à propos de la description d'une nouvelle espèce: *Pseudoblothrus thiebaudi*, habitant les cavernes de Suisse 387-396

VOGEL, Peter. Beobachtungen zum intraspezifischen Verhalten der Hausspitzmaus (*Crocidura russula* Hermann, 1870) 1079-1086

WANDELER, A. und W. HUBER. Gewichtswachstum und jahreszeitliche Gewichtsschwankungen bei Reh und Gemse 686-694

WANDELER, I. und W. HUBER. Zum Altersaufbau der bernischen Feldhasenbestände im Jahre 1967 680-686

Pages

WEHNER, Rüdiger. Die optische Orientierung nach Schwarz-Weiss-Mustern bei verschiedenen Grössenklassen von *Cataglyphis bicolor* Fab. (Formicidae, Hymenoptera) 371-382

WEHNER, Rüdiger und Reiner SCHÜMPERLI. Das Aktionsspektrum der phototaktischen Spontantendenz bei *Drosophila melanogaster* 1087-1095

WEHRLIN, J. und B. TSCHANZ. Cliff-Response bei Trottellumen *(Uria aalge)* 1132-1145

WEIDELI, H., E. Kubli und P. S. CHEN. RNS-Synthese bei Drosophila-larven 788-797

WEISS, Niklaus. Untersuchungen über eine Immunität gegen Mikrofilarien der Art *Dipetalonema viteae* Krepkogorskaja 1933 bei *Meriones libycus* und beim Hamster 750-760

ZISWILER, V. Adaptive Radiation innerhalb der Prachtfinkengattung *Erythrura* Swainson 1095-1105

Tome 76 Fascicule 1 1969

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

DE GENÈVE

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
MARS 1969

LIBRARY
OF THE
AMERICAN MUSEUM

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 76 — FASCICULE 1

Rédaction

EMILE DOTTRENS

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

VILLY AELLEN

Sous-directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

EUGÈNE BINDER

Conservateur principal au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Administration

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1211 GENÈVE 6

PRIX DE L'ABONNEMENT:

SUISSE Fr. 105.— UNION POSTALE Fr. 110.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées

à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*,

Muséum d'Histoire naturelle, Genève

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 76, n° 1 — mars 1969

Ein wahrscheinlich troglobionter *Pseudochthonius* (Pseudoscorp.) aus Brasilien

von

M. BEIER

Mit 1 Textabbildung

Durch die freundliche Vermittlung von Herrn V. Aellen, Naturhistorisches Museum Genf, erhielt ich einen von Herrn P. Strinati in den Grutas das Areias in São Paulo gefundenen Pseudoskorpion, der seinem Habitus nach als Troglobiont anzusprechen ist. Trifft das zu, so wäre das der erste Nachweis einer troglobionten Pseudoskorpioniden-Art aus Südamerika. Ich danke Herrn Aellen für die liebenswürdige Überlassung der Holotype für die Sammlung des Naturhistorischen Museums in Wien.

Pseudochthonius strinatii nov. spec. (Fig. 1)

Zur Gänze blass und bleich bräunlichgelb. Carapax deutlich länger als breit, kaudalwärts wenig verengt, glatt, nur in den Hinterecken quer retikuliert, mit 16 kräftigen Borsten, davon 4 am Vorder- und 2 am Hinterrand, ausserdem ein Paar kurzer Präokularbörstchen; Vorderrand gegen die Mitte zu gezähnelt, mit schmalem, weit vorragendem, spärlich und unregelmässig gezähntem Epistom. Augen fehlen vollständig. Die ersten 4 Abdominaltergite mit je 4, die folgenden mit je 6 ziemlich langen Borsten. Das mediane Borstenpaar des 8. Segments, die beiden medianen Paare des 9. Segments und das laterale Paar des 11. Segments stark verlängert. Sternite mit je 6 Borsten. Chelicerenstamm mit 3 langen und 2 lateralen kurzen Borsten. Chelicerenfinger mit je 9 Zähnen, die distalwärts ein wenig an Grösse zunehmen. Galealborste am Ende des proximalen Drittels des beweglichen Fingers inseriert. Spinnhöcker stumpf dornförmig vorragend. Palpen

sehr schlank, das Femur fast 1,4mal länger als der Carapax. Hand länger als die Tibia, schmal, 2,1mal, die ganze Schere 6,8mal länger als breit. Finger doppelt so lang wie die Hand, der feste leicht S-förmig gekrümmt, der bewegliche ziemlich stark dorsalwärts gebogen, kürzer als der feste; fester Finger mit ungefähr 33 aufrechten, schmalen und spitzigen, getrennt stehenden, basal kleiner werdenden Zähnen, die im mittleren Teil des Fingers am grössten und von alternierender Länge sind; beweglicher Finger in seiner ganzen Länge sägeförmig bezahnt, die

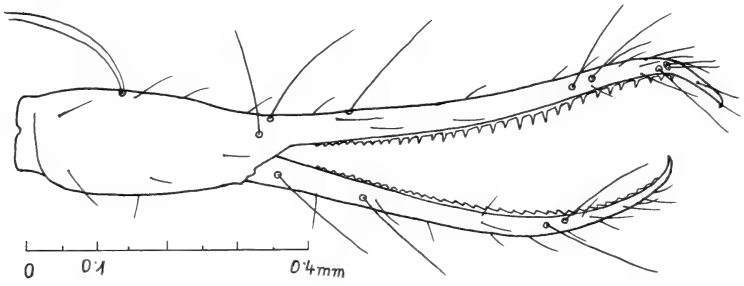


Abb. 1.
Pseudochthonius strinatii nov. spec., ♀, rechte Palpenschere lateral.

Zähne niedrig, breit und stumpf, proximalwärts gerichtet. Das Tasthaar *ist* nicht sehr weit distalwärts gerückt, von *est* fast 3mal weiter entfernt als von *esb*; die übrigen Tasthaare in normaler Stellung. Medialeck der Coxen des 1. Beinpaares nahezu rechtwinklig, ziemlich scharf, nicht vorgezogen. Coxa des 1. Beinpaares mit 2 gleichlangen, die des 2. Paares mit 2 längeren und 2 kurzen Coxaldornen in einer Reihe, die alle auf kleinen Tuberkelchen stehen, die Coxaldornen einfach, flach, lanzettlich zugespitzt, nicht gefiedert. Ein Intercoxaltuberkel fehlt. 1. Tarsenglied der Hinterbeine subbasal mit einer längeren, aufrechten Borste. — Körper-L. ♀ 1,4 mm; Carapax-L. 0,46 mm, B. 0,40 mm; Palpenfemur 0,63 mm, Hand-L. 0,32 mm, B. 0,15 mm, fester Finger 0,64 mm, beweglicher Finger 0,60 mm.

Holotype: 1 ♀, Grutas das Areias, São Paulo, Brasilien, 29.—30. VII. 1968, P. Strinati leg. (Mus. Wien).

Bei der nach ihrem Entdecker benannten neuen Art handelt es sich um den ersten Nachweis eines wahrscheinlich troglobionten Pseudoskorpions aus Brasilien. Die neue Art steht dem *P. brasiliensis* Beier nahe, unterscheidet sich jedoch von diesem durch bedeutendere Grösse, das vollständige Fehlen von Augen, im Verhältnis zum Carapax viel längeres Palpenfemur, schlankere Hand und Schere, schmalere Zähne des festen Palpenfingers, gut bezahnten beweglichen Finger und rechteckiges, nicht vorgezogenes Medialeck der Coxen des 1. Beinpaares. Von dem ebenfalls blinden *P. pulchellus* (Ell.) aus Ekuador unterscheidet sie sich durch längeren Carapax, weitaus grössere Zahnzahl des festen Palpenfingers und bezahnten beweglichen Finger.

Tome 76, n° 2 — mars 1969

Notes Helminthologiques II: *Diplostomatidae* Poirier et *Cyathocotylidae* Poche (Trematoda)

par

Georges DUBOIS

Avec 11 figures dans le texte

Les observations publiées dans ces notes ont été faites sur des matériels recueillis ou communiqués par le Dr Robert L. Rausch, chef de la « Zoonotic Disease Section, Arctic Health Research Center », à Anchorage puis à College (Alaska), par le professeur R. Ph. Dollfus, du Museum national d'Histoire naturelle de Paris, par Mlle Elisabeth van den Broek, biologiste de la « Rijks Universiteit » d'Utrecht, et par M. F. R. N. Pester, de la « London School of Hygiene and Tropical Medicine ». Nous remercions ces correspondants de leur obligeance.

Diplostomum (Diplostomum) baeri bucculentum Dubois et Rausch, 1948

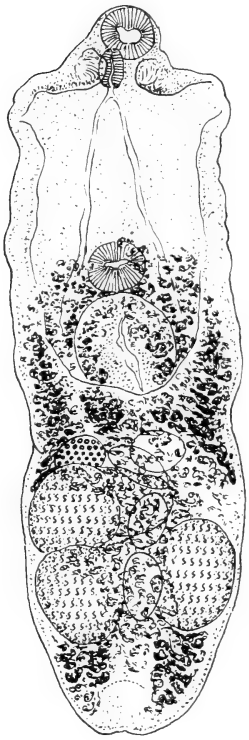
Robert L. Rausch a retrouvé la sous-espèce en Alaska (lac Minchumina), le 6 juillet 1965, dans l'intestin d'un *Larus argentatus* Pont. [n° 32248] qui hébergeait en outre deux spécimens de *Diplostomum (D.) indistinctum* (Gub.) et quatre *Cotylurus erraticus* (Rud.).

Le segment antérieur cochléariforme est plus long que le segment postérieur ovoïde ou conique. Le rapport des diamètres moyens de la ventouse buccale et du pharynx varie entre 1,33 et 1,48, ce qui justifie l'attribution de ces Vers à la sous-espèce *bucculentum*, dont le matériel original provient du même hôte (collection H. J. Van Cleave, n° 2828, Ludington, Michigan). L'organe tribocytique, qui s'ouvre par une fente médiane, est elliptique à l'état rétracté, circulaire et fongiforme en exsertion. Le prépharynx est court (5 μ), l'œsophage souvent nul ou très court (jusqu'à 8 μ).

L'ovaire, dorsal et latéral, est intersegmentaire ou situé tout au début du segment postérieur. L'asymétrie du premier testicule est caractéristique; le second testicule, plus grand, est bilobé et excavé ventralement. Les vitellogènes ont une densité maximum à la base du segment antérieur (ainsi qu'au pourtour de l'or-

FIG. 1.

Diplostomum (Diplostomum) baeri bucculentum Dub. et Rsch, de *Larus argentatus* Pont. [n° 32248]. Longueur 1,22 mm. Vue ventrale.



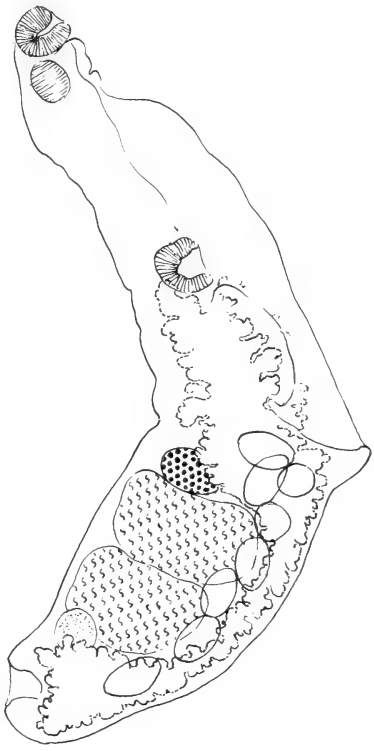


FIG. 2.

Diplostomum (Diplostomum) baeri bucculentum Dub. et Rsch, de *Larus argentatus* Pont. [n° 32248]. Longueur 1,42 mm. Vue latérale.

gane tribocytique) et au début du segment postérieur (surtout latéralement), s'avançant dans le premier jusqu'à la ventouse ventrale et limités dans le second à un ruban ventral qui se dilate en arrière des testicules pour constituer deux amas latéro-terminaux de follicules, remontant jusqu'à la face dorsale du corps; le réservoir vitellin et la glande de Mehlis sont intertesticulaires.

Longueur totale 0,94-1,56 mm. Segment antérieur 0,46-0,86/0,38-0,59 mm; segment postérieur 0,43-0,73/0,33-0,40 mm. Rapport des longueurs: segment

postérieur/segment antérieur = 0,68-0,88. Ventouse buccale 73-96/73-89 μ; pharynx 57-75/46-59 μ; ventouse ventrale 76-104/89-115 μ; organe tribocytique 125-210/100-180 μ; pseudo-ventouses 52-100/50-80 μ. Ovaire 70-75/95 μ; testicule antérieur 130-190/170-290 μ; testicule postérieur 150-250/300-360 μ; œufs 100-115/63-75 μ.

Situation dans le segment antérieur: ventouse ventrale 55-62/100; limite des vitellogènes 60/100; bord frontal de l'organe tribocytique 64-70/100; centre de l'organe tribocytique 75-80/100.

Situation dans le segment postérieur: ovaire 0-9/100; bord antérieur du premier testicule 1-12/100; bord postérieur du second testicule 61-74/100.

Distance du pore génital à l'extrémité du corps 60-85 μ. Nombre d'œufs dans l'utérus 0 à 8.

Un second matériel a été récolté en Alaska par F. S. L. Williamson, le 8 juillet 1956, à 3 miles au nord de Napaskiak (south of Bethel, on Kuskokwim River), dans l'intestin d'un *Larus hyperboreus* Gunn. [n° 16929]. On y retrouve les principales caractéristiques de la sous-espèce, mentionnées ci-dessus, en particulier le rapport des diamètres moyens: ventouse buccale/pharynx = 1,48-1,53, l'égalité des ventouses et la limite antérieure des vitellogènes au niveau du bord frontal de l'acetabulum.

Longueur totale 1,30-1,67 mm. Segment antérieur 0,78-1,06/0,51-0,53 mm; segment postérieur 0,51-0,66/0,42-0,51 mm. Rapport des longueurs: segment postérieur/segment antérieur = 0,53-0,65. Ventouse buccale 100-110/100-104 μ; pharynx 78-87/57-62 μ; ventouse ventrale 94-110/104-110 μ; organe tribocytique 190-220/180-200 μ; pseudo-ventouses 110-125/75-95 μ. Ovaire 95-100/130-135 μ; testicule antérieur 180-220/255-300 μ; testicule postérieur 170-210/300-460 μ; œufs 102-110/65-73 μ.

Prépharynx 0-30 μ; œsophage 35-50 μ.

Situation dans le segment antérieur: limite des vitellogènes 45-63/100; ventouse ventrale 52-65/100; bord frontal de l'organe tribocytique 60-72/100; centre de l'organe tribocytique 70-83/100.

Situation dans le segment postérieur: bord antérieur du premier testicule 8-13/100; bord postérieur du second testicule 69-75/100.

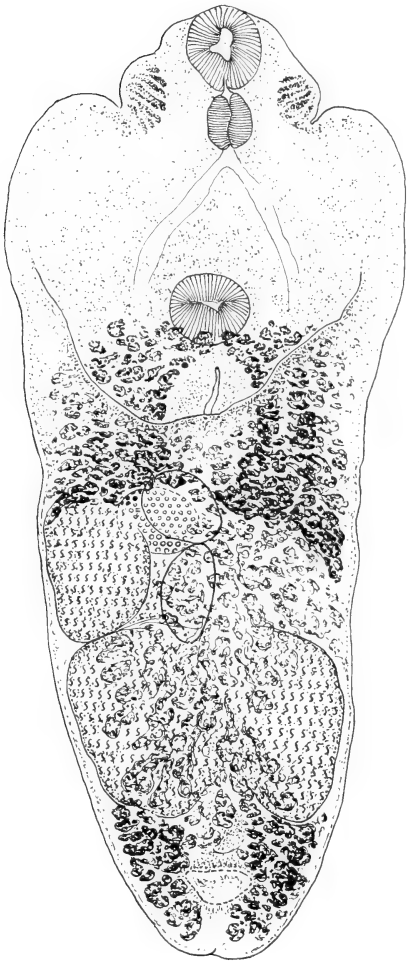
Nombre d'œufs dans l'utérus 4 à 11.

Diplostomum (Diplostomum) commutatum (DIESING, 1850)

Ces observations sont faites sur le matériel récolté par Robert L. Rausch en Alaska (Upper Kenai Peninsula), à environ 30 miles au SW d'Anchorage, dans l'intestin d'une *Sterna paradisaea* Pont. [n° 14128], capturée le 3 juillet 1954. Ce matériel a été signalé par DUBOIS et RAUSCH (1960).

FIG. 3.

Diplostomum (Diplostomum) baeri bucculentum Dub. et Rsch, de *Larus argentatus* Pont. [n° 32248]. Longueur 1 mm. Vue ventrale.



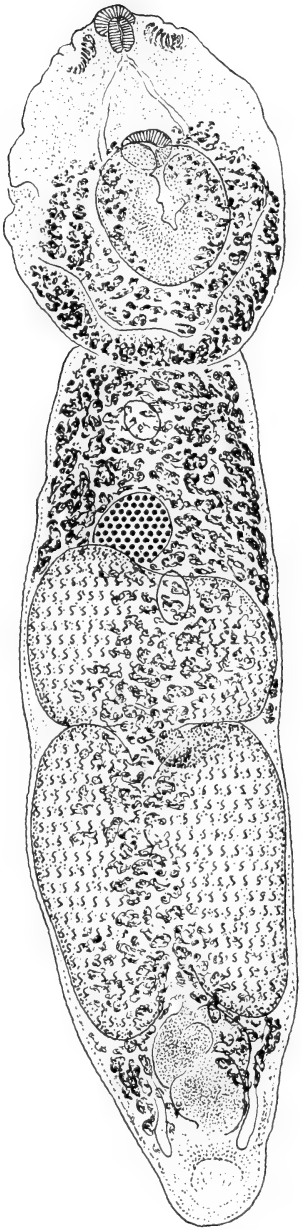


FIG. 4.

Diplostomum (Diplostomum) commutatum (Dies.), de *Sterna paradisaea* Pont. [n° 14128]. Longueur 2,76 mm. Vue ventrale.

Le Ver présente toutes les caractéristiques de l'espèce européenne, en particulier celles du pharynx qui est largement ellipsoïdal et dont l'axe longitudinal excède celui de la ventouse buccale.

Longueur totale 2,56-3 mm. Segment antérieur 0,76-1,11/0,65-0,81 mm; segment postérieur 1,74-2,08/0,53-0,62 mm. Rapport des longueurs: segment postérieur/segment antérieur = 1,78-2,62 (moy. 2,1). Ventouse buccale 70-85/84-100 μ; pharynx 85-89/62-78 μ; ventouse ventrale 95-115/125-141 μ; organe tribocytique 330-520/330-475 μ. Ovaire 140-160/200-220 μ; testicule antérieur 400-510/530-550 μ; testicule postérieur 530-690/510-570 μ; œufs 104-112/65-75 μ.

Longueur des pseudo-ventouses 100-120 μ; du prépharynx 0-10 μ; de l'œsophage 0-47 μ.

Situation dans le segment antérieur: limite des vitellogènes 27-43/100; bord frontal de l'organe tribocytique 29-40/100; ventouse ventrale 35-47/100.

Situation dans le segment postérieur: ovaire 18-32/100; bord antérieur du premier testicule 21-35/100; bord postérieur du second testicule 73-82/100.

Diplostomum (Diplostomum) crassum CHANDLER et RAUSCH, 1948

Robert L. Rausch a retrouvé l'espèce dans l'hôte-type, *Quiscalus quiscula* (L.) [n° 22], au Canada (Ochre River, Manitoba), le 8 septembre 1947. (Le matériel original avait été récolté près de Garland, Manitoba, le 5 septembre 1947.) Cette redécouverte permet d'en préciser la diagnose.

Corps trapu: segment antérieur concave ventralement, elliptique à subtriangulaire, à largeur maximum à la base, à extrémité céphalique conoïde, contenant la ventouse buccale, et dont le diamètre correspond à la distance entre les deux ouvertures des pseudo-ventouses cupuliformes; segment postérieur largement ovoïde. Prépharynx très court; pharynx plus petit mais plus musculeux que la ventouse buccale; acetabulum plus grand que cette dernière. Organe tribocytique fongiforme. Ovaire situé juste en arrière de la jonction des deux segments, le plus souvent caché par les vitellogènes. Testicule antérieur asymétriquement développé, cunéiforme, à un lobe ventro-latéral; testicule postérieur bilobé, recourbé en fer à cheval, à concavité ventrale. Vitellogènes surtout abondants à la base du segment antérieur, dans lequel ils remontent jusqu'au bord frontal de la ventouse ventrale (parfois avec diffusion latérale de follicules presque jusqu'à la hauteur du pharynx), et au début du segment postérieur, puis réduits à un large ruban ventral qui se dilate en arrière des testicules pour former deux amas latéro-terminaux; réservoir vitellin intertesticulaire. Bourse copulatrice petite, à pore dorsal subterminal, sans cône génital. Oeufs peu nombreux (jusqu'à 8) [1].

[1] CHANDLER et RAUSCH en comptent jusqu'à 25 dans l'utérus.

Longueur totale [1] 0,91-1,16 mm (1,38-1,50). Segment antérieur 0,60-0,77/0,67-0,75 mm (longueur 0,35-0,80), diamètre dorso-ventral 0,32-0,34 mm (0,37-0,52); segment postérieur 0,53-0,58/0,45-0,54 mm (longueur 0,83-1,00), diamètre dorso-ventral 0,40-0,48 mm (0,44-0,58). Rapport des longueurs: segment postérieur/segment antérieur = 0,74-0,89 (1,48, fig. 3) [2]. Pseudo-ventouses 85-95 μ; ventouse buccale 78-96/84-105 μ (85-100); pharynx 66-75/52-73 μ (75-80); ventouse ventrale 98-110/115-130 μ; organe tribocytique 325-330/260-430 μ (longueur 290).

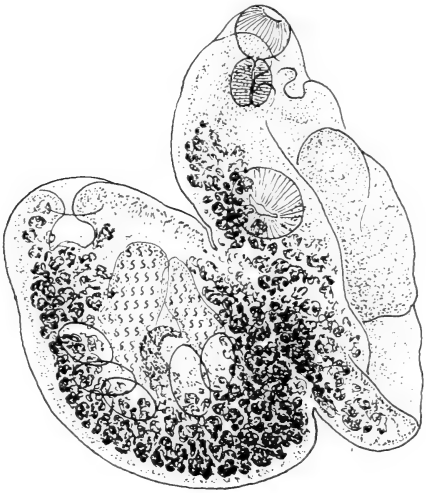


FIG. 5.
Diplostomum (Diplostomum) crassum Chdl. et Rsch, de *Quiscalus quiscula* (L.) [n° 22]. Longueur 1,16 mm. Vue latérale.

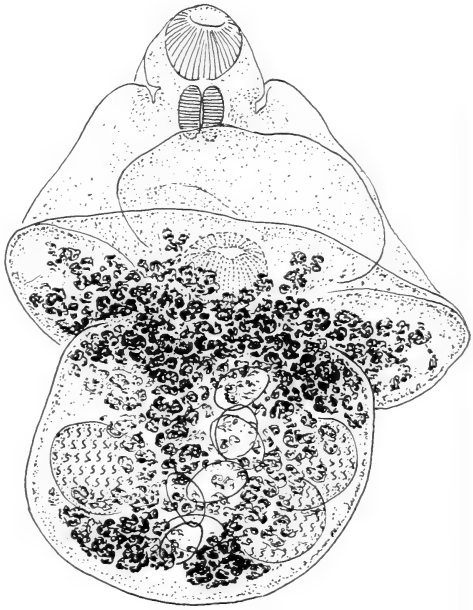


FIG. 6.
Diplostomum (Diplostomum) crassum Chdl. et Rsch, de *Quiscalus quiscula* (L.) [n° 22]. Longueur 0,95 mm. Vue ventrale.

Ovaire ? (70-100/160-175 μ); longueur/largeur du testicule antérieur 140-150/230 μ (longueur/diamètre dorso-ventral 200-235/250-285); longueur/largeur du testicule postérieur 130-160/370-500 μ (longueur/diamètre dorso-ventral 220-330/310-350); œufs 95-120/63-78 μ, moy. 105/66 μ (100-105/61-63).

Distance du pore génital à l'extrémité postérieure 95-100 μ.

---

[1] Les mesures entre parenthèses sont celles de CHANDLER et RAUSCH.

[2] Les exemplaires de la collection Rausch sont plus petits, assez contractés et contiennent moins d'œufs.

Deux autres lots de *Diplostomum crassum* ont été récoltés par Rausch en Alaska (Niukluk River, 4 miles below Council, Seward Peninsula, east of Nome), le 18 juillet 1966, dans l'intestin de deux *Euphagus carolinus* (Müller) [n^{os} 33924 et 33925]. Les caractéristiques de ces Vers (difficilement colorables au carmin) sont les suivantes:

Corps fortement contracté, en forme de corne d'abondance, 0,75-1,30 mm: segment antérieur profondément concave ventralement, 0,32-0,58/0,51-0,57 mm (diamètre dorso-ventral 0,28-0,37 mm); segment postérieur largement ovoïde et

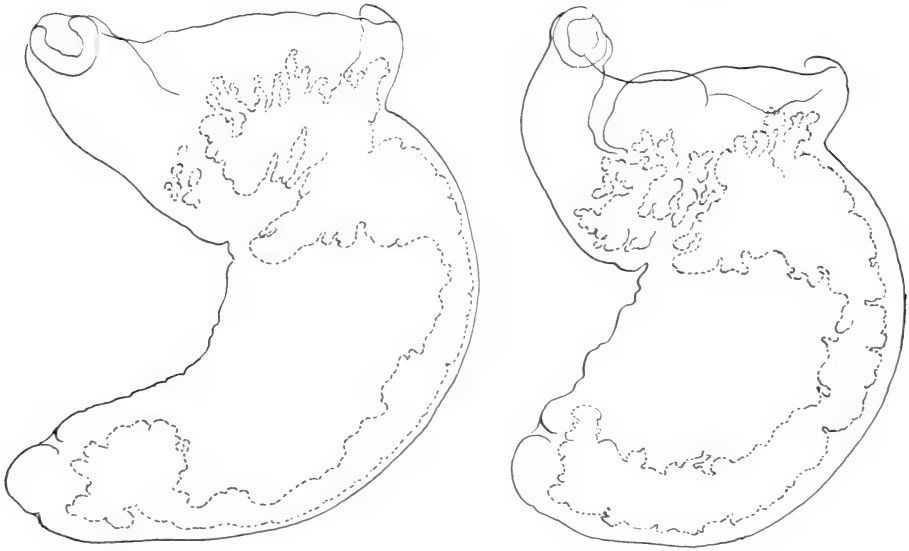


FIG. 7.
Galbes de *Diplostomum (Diplostomum) crassum* Chdl. et Rsch, de *Euphagus carolinus* (Müll.) [n° 33924]. En pointillé: les vitellogènes.

arqué, 0,43-0,86/0,28-0,43 mm (diamètre dorso-ventral 0,36-0,40 mm). Rapport des longueurs: segment postérieur/segment antérieur = 0,96-1,95. Pseudo-ventouses arrondies ou ovales à réniformes, 70-100/60-85 μ; ventouse buccale 78-96/68-90 μ; pharynx 78-84/40-68 μ; ventouse ventrale 85-110/105-130 μ; œsophage très court ou nul; organe tribocytique long de 250-280 μ (diamètre 180 μ, sans exsertion). Oeufs (au nombre de 6 à 27 dans l'utérus) 104-113/63-68 μ. Follicules vitellogènes du segment postérieur constituant un large ruban ventral pouvant masquer complètement les testicules et se dilatant en arrière de ceux-ci pour former deux amas latéro-terminaux.

Diplostomum (Diplostomum) mergi alascense n. subsp.

Robert L. Rausch a recueilli le 17 juillet 1966, en Alaska (à 4 miles en amont de l'embouchure de la Niukluk River, au-dessous de Council, Seward Peninsula),

un petit lot de parasites du Harle huppé, *Mergus serrator* L. [n° 33929], que nous identifions à *Diplostomum mergi* Dub., 1932, en constatant cependant deux particularités d'ordre subspécifique, à savoir l'égalité des deux ventouses et la situation subterminale (et non terminale) des amas de follicules vitellogènes posttesticulaires.

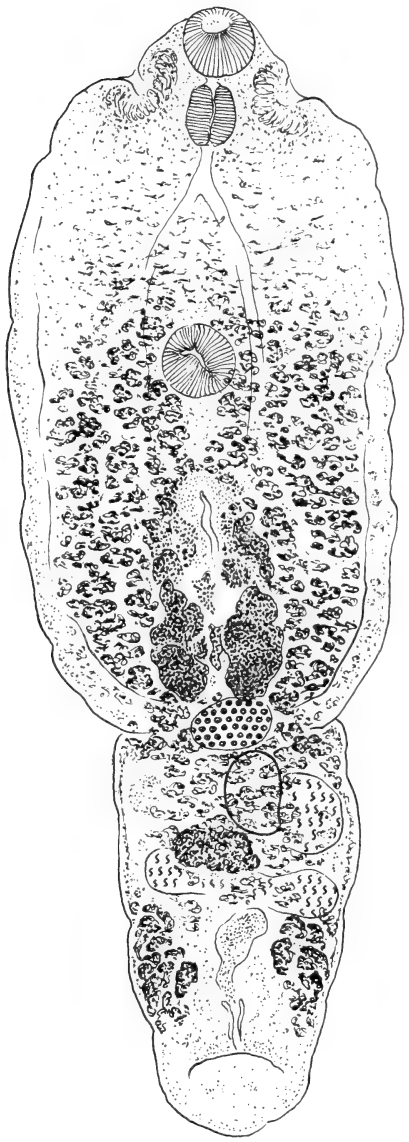


FIG. 8.

Diplostomum (Diplostomum) mergi alascense n. subsp., de *Mergus serrator* L. [n° 33929]. Holotype. Longueur 0,92 mm. Vue dorsale.

Diagnose : Segment antérieur de contour ovale ou elliptique, à bords latéraux et postérieur légèrement recourbés ventralement, à extrémité céphalique trilobée, à grand lobe médian proéminent, occupé par la ventouse buccale, limité latéralement par la dépression des pseudo-ventouses réniformes et concaves extérieurement, qui sous-tendent les petits lobes latéraux au niveau du pharynx; segment postérieur plus petit et plus étroit, cylindro-conique, inséré à l'extrémité de la face dorsale du précédent, dont il est séparé par une constriction bien marquée et par le repli ventral postérieur. Prépharynx et œsophage courts; pharynx ellipsoïde, plus petit mais plus musculeux que la ventouse buccale dont le diamètre est égal à celui de la ventouse ventrale. Organe tribocytique ovale et s'ouvrant par une fente médiane, fongiforme en exsertion et souvent alors plus large que long. Ovaire ovoïde, submédian, situé à la limite intersegmentaire ou tout au début du segment postérieur, dont les testicules (le premier asymétriquement développé, le second bilobé) occupent la moitié antérieure. Vésicule séminale posttesticulaire, allongée et enroulée. Vitellogènes s'étendant de la base du segment antérieur jusqu'à peine au-devant de la ventouse ventrale; à densité moindre dans le segment postérieur, sauf au-delà des testicules, où ils constituent deux amas *subterminaux* de follicules. Oeufs peu nombreux (jusqu'à 4 dans l'utérus).

Longueur totale 0,72-0,92 mm. Segment antérieur 0,42-0,60/0,28-0,40 mm; segment postérieur 0,29-0,37/0,18-0,25 mm. Rapport des longueurs: segment postérieur/segment antérieur = 0,58-0,86. Ventouse buccale 52-67/54-67 μ; pharynx 45-57/36-50 μ; ventouse ventrale 50-63/52-67 μ; organe tribocytique 115-160/100-130 μ (rétracté), 100-140/125-170 μ (en exsertion); glande protéolytique 90-110 μ. Ovaire 50/80 μ; testicule antérieur 70-105/95-120 μ; testicule postérieur 50-85/135-210 μ; œufs 94-110/55-65 μ.

Longueur de l'œsophage 20 μ, des pseudo-ventouses 52-65 μ, des amas subterminaux des vitellogènes 100-140 μ.

Situation dans le segment antérieur: limite des vitellogènes 34-45/100; ventouse ventrale 50-58/100; bord frontal de l'organe tribocytique 61-63/100; centre de l'organe tribocytique 70-75/100.

Situation dans le segment postérieur: bord caudal du second testicule 50-51/100.

Holotype : Inst. Zool., Univ. Neuchâtel, coll. G. Dubois n° S 64.

Paratypes : Ibid., n° S 64; coll. Robert L. Rausch, Arctic Health Res. Center, College, Alaska.

Diplostomum (Diplostomum) repandum Dubois et Rausch, 1950

9 exemplaires ont été récoltés par F. H. Fay dans un *Stercorarius longicaudus* Vieill. [n° 17795], le 16 août 1956, à Kaytuk River, St. Lawrence Island, Alaska. Ils nous ont été communiqués par Robert L. Rausch et présentent toutes les caractéristiques de l'espèce, en particulier la forte cambrure du corps, au point que l'extrémité du segment postérieur (lui-même arqué) peut, dans les cas extrêmes, se rapprocher de la face dorsale du segment antérieur.

Longueur totale 1,48-1,69 mm. Segment antérieur 0,82-1,02/0,71-0,80 mm; segment postérieur 0,67-0,90/0,61-0,67 mm. Rapport des longueurs: segment postérieur/segment antérieur = 0,82-1. Pseudo-ventouses 155/110 μ; ventouse buccale 104-110/120 μ; pharynx 85-96/68-85 μ; œsophage 50 μ; ventouse ventrale 95-135/130-145 μ; organe tribocytique 300-320/300-340 μ [1]. Testicule antérieur 220-240/275-450 μ; testicule postérieur 240-245/530 μ; œufs 105-115/65-72 μ.

Rapport des longueurs: segment antérieur/organe tribocytique = 1,84-2,83 (moy. 2,30).

Situation dans le segment antérieur: limite des vitellogènes 32-52/100; ventouse ventrale 43-60/100; bord frontal de l'organe tribocytique 33-63/100; centre de l'organe tribocytique 60-79/100.

Situation dans le segment postérieur: bord caudal du second testicule 70-72/100.

[1] Longueur 510-520 μ en extension maximum.

Les ventouses sont relativement grandes, les pseudo-ventouses, réniformes. L'organe tribocytique est fongiforme, de contour circulaire.

Les vitellogènes sont accumulés dans une zone comprenant l'ovaire et l'organe tribocytique; ils pénètrent dans celui-ci et se dispersent plus en avant, dépassant à peine la ventouse ventrale; dans la zone testiculaire, ils se réduisent à un ruban ventral, plus dense dans le champ médian et qui se dilate en arrière pour former deux amas de follicules latéro-terminaux. Le réservoir vitellin est intertesticulaire.

Nous croyons avoir identifié la même espèce dans un matériel très mal conservé, récolté dans une jeune *Sterna paradisaea* Pont. provenant d'un lac de la « Upper Kenai Peninsula », à environ 30 miles au SW d'Anchorage. L'oiseau, qui était incapable de voler, a été capturé le 3 juillet 1954 et examiné le 8 juillet!

Diplostomum (Diplostomum) spathaceum huronense (La Rue, 1927) Hughes, 1929 (Dubois, 1966, comb. emend.)

Plusieurs matériels ont été récoltés par Robert L. Rausch en Alaska (Delta of Susitna River), le 18 juillet 1955, dans l'intestin de *Larus glaucescens* Naum. [nos 15122, 15127, 15129, 15130 et 15131] et de *L. canus brachyrhynchus* Richards. [no 15118].

Segment antérieur ovale, foliiforme; segment postérieur claviforme. Pseudo-ventouses réniformes; ventouse ventrale plus grande que la buccale, située un peu au-devant de la mi-longueur du segment antérieur. Glande protéolytique bilobée, au niveau du bord postérieur de l'organe tribocytique circulaire. Ovaire ellipsoïdal, latéral, situé entre les 3/10 et les 4/10 du segment postérieur. Testicule antérieur presque symétrique ou plus développé du côté de l'ovaire que de l'autre, et occupant toute la largeur du corps; testicule postérieur plus grand, bilobé, à lobes allongés. Vitellogènes s'avançant jusqu'au bord caudal ou au bord frontal de la ventouse ventrale; réservoir vitellin intertesticulaire, comme la glande de Mehlis qui est latérale. Oeufs assez nombreux (jusqu'à 34).

Longueur totale 2,61-3,25 mm. Segment antérieur 1,27-1,62/0,68-0,92 mm; segment postérieur 1,38-1,80/0,43-0,53 mm. Rapport des longueurs: segment postérieur/segment antérieur = 0,98-1,20. Pseudo-ventouses 80-130/47-65 μ; ventouse buccale 68-104/60-100 μ; pharynx 57-78/40-55 μ; ventouse ventrale 84-99/93-134 μ; organe tribocytique 260-340 μ. Ovaire 110-140/150-165 μ; testicule antérieur 275-435/380-465 μ; testicule postérieur 330-500/400-450 μ; œufs 98-110/60-73 μ.

Longueur du prépharynx 5-28 μ; de l'oesophage 20-50 μ.

Situation dans le segment antérieur: limite des vitellogènes 34-53/100; ventouse ventrale 43-50/100; bord frontal de l'organe tribocytique 56-67/100; centre de l'organe tribocytique 70-77/100.

Situation dans le segment postérieur: ovaire 28-41/100; bord antérieur du premier testicule 33-46/100; bord postérieur du second testicule 82-88/100.

Diplostomum (Diplostomum) spathaceum spathaceum (RUDOLPHI, 1819)

Une quinzaine d'exemplaires de ce Diplostome ont été recueillis dans l'iléon d'un *Spheniscus demersus* (L.), au Zoo « Blijdorp » de Rotterdam, le 22 avril 1952 (Coll. Institut de Parasitologie vétérinaire, Rijks-Universiteit, Utrecht). Il s'agit très probablement d'une infestation accidentelle par la nourriture.

La cuticule du segment antérieur présente dorsalement et ventralement de petites pustules réfringentes, arrondies ou ovales, assez régulièrement distribuées, qui lui donnent un aspect squameux. Cette particularité a été retrouvée chez des exemplaires de notre collection, provenant de Mouettes.

Un autre lot de *D. spathaceum* a été récolté par M^lle^ E. van den Broek, dans l'intestin d'un jeune *Larus ridibundus* L. trouvé mort à Utrecht, le 13 juillet 1965.

Diplostomum (Tylodelphys) podicipinum robrauschi n. subsp.

C'est en Alaska que Robert L. Rausch eut l'occasion de récolter 16 lots d'un Diplostome du sous-genre *Tylodelphys* Dies., dans l'intestin du « Red-necked grebe », *Podiceps grisegena holboelli* Reinhardt. En voici la liste:

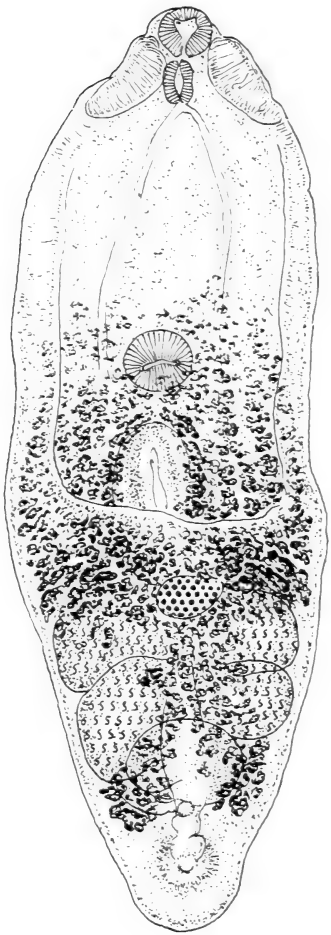
N° 12944, 3 juillet 1954, Upper Kenai Peninsula, à environ 25 miles au SW d'Anchorage (jeune oiseau duveté);
N° 13917, 3 octobre 1954, même localité (jeune de l'année, hébergeant 394 Diplostomes);
N° 14142, 20 juillet 1954, même localité (jeune oiseau duveté, hébergeant 2617 Diplostomes);
N° 14143, 20 juillet 1954, même localité;
N° 14609, 30 juin 1955, même localité;
N° 14610, 1 juillet 1955, même localité;
N° 14653, 29 mai 1955, Napaskiak (Lower Kuskokwim Range);
N° 16280, 31 mai 1956, Upper Kenai Peninsula (comme ci-dessus);
N° 17428, 27 juillet 1956, même localité;
N° 19883, 6 août 1957, même localité;
N° 19884, 8 août 1957, même localité;
N° 19885, 8 août 1957, même localité;
N° 21985, 30 juillet 1958, même localité;
N° 21986, 30 juillet 1958, même localité;

N° 21987, 30 juillet 1958, même localité (jeune de l'année, à rémiges primaires pas encore complètement développées, hébergeant 708 Diplostomes [1]);

N° 21988, 30 juillet 1958, même localité (jeune de l'année, hébergeant 1008 Diplostomes [1]).

FIG. 9.

Diplostomum (Tylodelphys) podicipinum robrauschi n. subsp., de *Podiceps grisegena holboelli* Reinh. [n° 14609]. Longueur 1,47 mm. Vue ventrale.



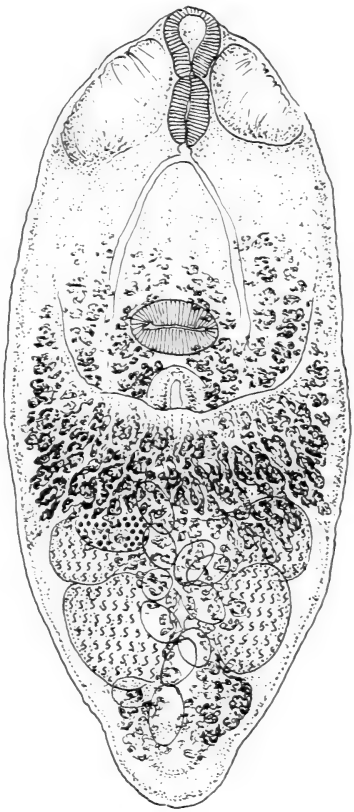


FIG. 10.

Diplostomum (Tylodelphys) podicipinum robrauschi n. subsp., de *Podiceps grisegena holboelli* Reinh. [n° 21988]. Holotype. Longueur 1,27 mm. Vue ventrale.

[1] Un lot additionnel de 35 Diplostomes était constitué à partir des n^os^ 21987 et 21988.

Ce Ver se rapproche beaucoup de *Diplostomum (Tylodelphys) podicipinum* Kozicka et Niewiadomska, 1960, notamment par sa morphologie générale, le diamètre plus grand de l'acetabulum par rapport à celui de la ventouse buccale, et par la grosseur des pseudo-ventouses. Mais il en diffère par la forme de celles-ci (comparables à un rein ou à une virgule, à largeur maximum en avant) et par une moindre extension des vitellogènes dans le segment antérieur: les follicules, qui ont une forte densité à la base du segment et de chaque côté de l'organe tribocytique, s'accumulent jusqu'à la ventouse ventrale, au-delà de laquelle ils se raréfient pour disparaître à moins de 100 μ du bord frontal de cet organe, c'est-à-dire entre le 1/6 et la moitié de la distance mesurée de ce dernier à la bifurcation intestinale (selon le degré de maturité sexuelle), tandis que chez *podicipinum* les vitellogènes atteignent la mi-distance (« half way between intestinal coeca and ventral sucker, and sometimes even farther forward, in sexually mature forms containing many eggs [1] »). De plus, le pharynx, plus développé chez la forme alaskienne, atteint parfois la longueur de la ventouse buccale. C'est pourquoi nous la considérons comme nouvelle sous-espèce de *D. (T.) podicipinum*, que nous dédions au Dr Robert L. Rausch.

Diagnose : Corps linguiforme, ovale par contraction. Segment antérieur cochléariforme, à bords repliés ventralement dans la seconde moitié, plus long que le segment postérieur ovoïde ou conique, dont il est à peine délimité. Pseudo-ventouses très grandes, réniformes à virguliformes, à largeur maximum en avant. Pharynx atteignant parfois la longueur de la ventouse buccale; ventouse ventrale nettement plus grande que celle-ci, située entre la moitié et les 3/4 de la longueur du segment antérieur (moy. 60/100). Organe tribocytique ovale, fongiforme en exsertion, s'ouvrant par une fente médiane. Ovaire submédian ou latéral, dorsal, intersegmentaire. Testicules symétriquement développés, bilobés, à lobes latéro-ventraux reliés par une commissure dorsale plus étroite, occupant les deux tiers du segment postérieur, le premier toujours plus large (sens transversal) que le second; vésicule séminale posttesticulaire, dorsale, suivie d'un canal éjaculateur (diamètre 16-37 μ) qui

FIG. 11.

Diplostomum (Tylodelphys) podicipinum robrauschi n. subsp., de *Podiceps grisegena holboelli* Reinh. [n° 13917].
Extrémité postérieure. Vue latérale.

[1] « . . . and somewhat before ventral sucker in juvenile forms.»

débouche dans l'utérus à la base du cône génital. Vitellogènes à densité maximum à la limite intersegmentaire et de chaque côté de l'organe tribocytique, s'avançant en six traînées de follicules jusqu'au bord postérieur de la ventouse ventrale, puis se raréfiant au-delà du bord frontal de celle-ci, avec limite comprise entre le 1/6 et la moitié de la distance mesurée de cette ventouse à la bifurcation intestinale (suivant le degré de maturité sexuelle); réduits, dans la zone testiculaire, à un ruban ventral qui se dilate au niveau de la vésicule séminale pour former deux amas de follicules latéro-subterminaux; réservoir vitellin intertesticulaire. Bourse copulatrice petite, à pore dorsal, subterminal, abritant un cône génital traversé par le canal hermaphrodite.

Longueur totale 0,85-1,62 mm. Segment antérieur 0,55-0,99/0,40-0,80 mm; segment postérieur 0,26-0,63/0,31-0,68 mm. Rapport des longueurs: segment postérieur/segment antérieur = 0,41-0,66. Rapport des diamètres moyens: ventouse ventrale/ventouse buccale = 1,03-1,54 (moy. 1,21). Rapport des longueurs: corps/pseudo-ventouses = 5-9 (moy. 6,7). Pseudo-ventouses 150-245/75-140 μ; ventouse buccale 70-135/57-120 μ; pharynx 52-122/52-102 μ; ventouse ventrale 80-120/100-155 μ; organe tribocytique 120-320/110-265 μ. Ovaire 85-117/110-170 μ; testicule antérieur 80-210/270-610 μ; testicule postérieur 100-240/250-530 μ; cône génital 65-75 μ; œufs 85-98/54-63 μ.

Longueur du prépharynx 0-10 μ; de l'œsophage 0-50 μ.

Situation dans le segment antérieur: limite des vitellogènes 42-61/100; ventouse ventrale 52-72/100; bord frontal de l'organe tribocytique 60-80/100; centre de l'organe tribocytique 75-89/100.

Situation dans le segment postérieur: bord caudal du second testicule 52-70/100.

Limite antérieure des vitellogènes en fraction de la distance entre ventouse ventrale et bifurcation intestinale 0,16-0,50 (moy. 0,32).

Dépassement des vitellogènes par rapport au bord frontal de la ventouse ventrale 0-95 μ.

Distance des derniers follicules vitellogènes à l'extrémité du corps 30-160 μ.

Nombre d'œufs dans l'utérus: jusqu'à 25.

Matériel original: lot nº 21988.

Holotype: Inst. Zool., Univ. Neuchâtel, coll. G. Dubois nº T 5.

Paratypes: Ibid., nº T 5-6; U.S. Nat. Mus., Helm. Coll. nº 71346; coll. Robert L. Rausch, Arctic Health Res. Center, College, Alaska.

Hysteromorpha triloba (Rudolphi, 1819) Lutz, 1931

De nombreux spécimens ont été récoltés par Robert L. Rausch, en 1949, dans l'intestin d'un *Phalacrocorax pelagicus* Pall. [nº 2] provenant de l'île de Nunivak (Alaska).

Neodiplostomum (Conodiplostomum) spathula banghami PENROD, 1947

Ce parasite de Falconiformes a été retrouvé à six reprises en Alaska par Robert L. Rausch:

Accipiter striatus Vieill., capturé le 10 mai 1962 à Woronzof Marsh, près d'Anchorage [n° 27856];

Falco rusticolus L., capturé le 20 avril 1962 à Anaktuvuk Pass, Brooks Range [n° 27901] (hôte nouveau);

Falco rusticolus L., capturé le 19 avril 1964 dans la Keruktagiak Creek, Brooks Range [n° 31001] [1];

Falco rusticolus L., femelle capturée le 4 mai 1965 dans la Keruktagiak Creek, Brooks Range [n° 31904];

Circus cyaneus (L.), trouvé mort le 5 mai 1965 dans la Kallutagiak Creek, Brooks Range (SW d'Anaktuvuk Pass) [n° 31929, un exemplaire];

Accipiter gentilis (L.), femelle capturée le 3 novembre 1965, à 6 miles au Sud d'Anchorage [n° 32784].

Neodiplostomum (Conodiplostomum) spathula spathula (CREPLIN, 1829)

Plusieurs exemplaires ont été recueillis par M^lle E. van den Broek, d'Utrecht, le 2 février 1965, dans le duodénum et la première partie de l'iléon d'un *Falco peregrinus* (Gm.) ♀, capturé en Méditerranée et élevé comme oiseau de chasse à Amersfoort (Pays-Bas), nourri principalement de pigeons domestiques et de corbeaux, puis mort subitement.

Neodiplostomum (Neodiplostomum) attenuatum (v. LINSTOW, 1906)

Plus de 50 spécimens de cette espèce ont été récoltés surtout dans le duodénum et, en plus petit nombre, dans la première partie de l'iléon d'un *Buteo buteo* (L.) trouvé mort sous le nid, à Winterswijk (Pays-Bas), le 3 juin 1965. L'oiseau était aussi infesté par plusieurs espèces de Nématodes et hébergeait un exemplaire de *Strigea falconis* Szid.

Un autre lot fut recueilli dans l'estomac et l'intestin d'un *Buteo buteo* (L.) mort de convulsions à Doorn (Pays-Bas), le 25 février 1965. L'oiseau était aussi infesté par *Strigea falconis*.

Les Vers constituant ces deux matériels ont été collectés par M^lle E. van den Broek, avec la collaboration de M. J. H. Koeman, de l'Institut de Pharmacologie vétérinaire, à Utrecht, pour la recherche des hôtes.

[1] De cet hôte provient le matériel original de *Strigea macropharynx* Dub. et Rsch, 1965.

Un troisième lot fut récolté à Bunnik (Pays-Bas) par P. Zwart, le 31 janvier 1966, dans le duodénum d'un *Falco tinnunculus* L. L'hôte était encore infesté par *Strigea falconis* Szid. et *S. strigis* (Schrank).

D'autre part, nous avons identifié l'espèce dans un matériel provenant d'un *Buteo buteo* (L.) recueilli en Sologne par le professeur R. Ph. Dollfus, le 17 février 1963, où elle était associée à un exemplaire de *Strigea falconis*.

Pulvinifer macrostomum (JÄGERSKIÖLD, 1900)

[Syn. *Pulvinifer singularis* Yamaguti, 1933;
Laterostrigea conicura et *L. capella* Yang Fu-Hsi, 1962]

Cette espèce qui avait été signalée par Gerald D. SCHMIDT (1964) dans le Nord du Colorado, comme parasite de *Capella gallinago delicata* (Ord), a été retrouvée deux fois dans le même hôte par Robert L. Rausch à Anchorage, Alaska [n^{os} 20027, 4 septembre 1957 (5 exemplaires) et 31051, 22 mai 1964 (un exemplaire)].

Le segment antérieur est fortement concave ventralement, unciforme de profil, à très forte courbure dorsale, à pseudo-ventouses saillantes; il abrite un acetabulum relativement grand, légèrement postéquatorial, et un organe tribocytique fongiforme en extension, massif et postacétabulaire en rétraction, occupant alors la seconde moitié du segment antérieur, creusé d'une cavité étroite et irrégulière, qui s'ouvre dans la concavité de ce dernier, avec partie profonde glandulaire, conique, confusément lobulée, plus colorable, enracinée dans le début du segment postérieur. L'ovaire ovoïde coiffe le premier testicule, au pôle antérieur duquel il est adjacent. Les testicules, arrondis ou ovales, sont situés le plus souvent dans la seconde moitié du segment postérieur. Les vitellogènes à gros follicules, confinés dans ce dernier, s'étendent ventralement jusqu'à l'extrémité du corps; le réservoir vitellin est intertesticulaire. L'utérus, procurvé dans sa partie terminale, est rejoint par le canal éjaculateur (diamètre 20-25 μ), et le canal hermaphrodite, très court, s'ouvre dans la paroi postérieure de la bourse copulatrice, dont l'atrium est relativement profond (demi-diamètre dorso-ventral du corps à ce niveau), avec pore dorsal, subterminal. En exsertion, une papille génitale tronconique (50/42 μ), qui ne constitue pas un cône permanent, peut surgir de l'atrium en direction dorsale et légèrement antérieure.

Longueur totale 1,08-2,04 mm. Segment antérieur 0,37-0,52/0,30-0,52 mm; segment postérieur 0,71-1,52/0,30-0,37 mm. Rapport des longueurs: segment postérieur/segment antérieur = 1,9-2,9 (moy. 2,5). Pseudo-ventouses 110-125/105-115 μ, s'ouvrant par une fente; ventouse buccale 70-95/70-86 μ; pharynx 37-52/37-45 μ; ventouse ventrale 125-160/125-155 μ, située aux 47-58/100 du segment antérieur; diamètre de l'organe tribocytique: en rétraction 180-200 μ,

en expansion 260-320 μ. Ovaire 95-100/105-115 μ, situé aux 34-50/100 (moy. 45/100) du segment postérieur; premier testicule 160-240/145-205 μ; second testicule 190-260/135-205 μ; œufs 84-101/57-68 μ (jusqu'à 11 dans l'utérus).

Uvulifer denticulatus (RUDOLPHI, 1819)

Les mesures suivantes se rapportent à un lot de trois exemplaires recueillis par R. Ph. Dollfus, le 3 août 1936, à Richelieu (Indre-et-Loire), dans l'intestin d'un *Alcedo* [n° 2094 R], et déterminés par lui.

Longueur totale 2,36-4,77 mm. Segment antérieur 0,39-0,66/0,39-0,65 mm; segment postérieur 1,97-4,11/0,28-0,33 mm (au début), 0,37-0,69 mm (au niveau des testicules). Rapport des longueurs: segment postérieur/segment antérieur = 4,7-6,2. Ventouse buccale 53-79/67-79 μ; pharynx 41-50/31-48 μ; ventouse ventrale 34-49/51-65 μ. Ovaire 108-200/126-207 μ; testicule antérieur 220-300/385 μ; testicule postérieur 207-270/260-370 μ; œufs 91-93/59-60 μ.

Longueur de l'œsophage 33-96 μ.

Situation de l'ovaire dans le segment postérieur 50-55/100.

Les testicules sont recourbés en fer à cheval, convexes dorsalement. Ils apparaissent ovoïdes sur les exemplaires dont le segment postérieur est vu latéralement. Les follicules vitellogènes ne dépassent pas le niveau de l'extrémité postérieure de la poche éjaculatrice.

Uvulifer semicircumcisus DUBOIS et RAUSCH, 1950

Robert L. Rausch nous a communiqué une préparation de la collection H. J. Van Cleave, étiquetée: « *Uvulifer* sp. from Kingfisher, Itasca Lake, Minn., Aug. 1949 ». Les 9 spécimens non ovigères qu'elle contient s'identifient parfaitement à *Uvulifer semicircumcisus* Dub. et Rsch.

Longueur totale 1,43-1,68 mm. Segment antérieur 0,40-0,49/0,24-0,26 mm; segment postérieur 1,03-1,21/0,24-0,27 mm. Rapport des longueurs: segment postérieur/segment antérieur = 2,22-2,65. Ventouse buccale 55-60/60-66 μ; pharynx 30/18-21 μ; ventouse ventrale 32-40/37-40 μ; organe tribocytique 165-190/150-165 μ. Ovaire 85-100/100-120 μ; testicule antérieur 220-270/210-260 μ; testicule postérieur 280-340/210-260 μ, plus long que le précédent; poche éjaculatrice 60-80/40-60 μ.

Diamètre du cône génital 42-47 μ; longueur du repli semi-prépucial 45-48 μ; épaisseur de sa paroi 10-15 μ.

Situation dans le segment antérieur: ventouse ventrale 46-54/100.

Situation dans le segment postérieur: ovaire 28-37/100; bord antérieur du premier testicule 29-39/100; bord postérieur du second testicule 78-82/100.

Les follcules vitellogènes s'accumulent dans deux champs latéraux prétesticulaires, puis se limitent à un large ruban ventral sous les testicules et forment, en arrière de ceux-ci, deux amas latéro-terminaux dans les parois de la bourse copulatrice.

Alaria (Alaria) arisaemoides AUGUSTINE et URIBE, 1927

[Syn. *Alaria oregonensis* La Rue et Barone, 1927]

L'espèce a été retrouvée par Robert L. Rausch dans le duodénum de deux *Vulpes vulpes* (L.) [n° 31503, capturé le 8 janvier 1965, dans le « McHenry County (northern North Dakota, near the town of Minot) »; n° 31505, capturé le 3 janvier 1965, dans le « Ward County (northern North Dakota, near the town of Minot) »].

Les plus grands exemplaires mesurent presque 12 mm.

Alaria (Alaria) marcianae (LA RUE, 1917) WALTON, 1950

[Syn.[1] *Alaria americana* Hall et Wigdor, 1918;
Alaria canis La Rue et Fallis, 1934;
Alaria minnesotae Chandler, 1954]

L'espèce a été retrouvée par Robert L. Rausch dans l'intestin d'un *Vulpes vulpes* (L.) [n° 31506], capturé le 9 janvier 1965, dans le « Mountrail County (North Dakota) ».

Mesostephanus milvi YAMAGUTI, 1939

Une préparation [T 1261] et deux flacons [nos 1736 et 2026] de la collection de la « London School of Hygiene and Tropical Medicine », étiquetés *Hemistomum alatum*, contenaient en réalité des spécimens de *Mesostephanus milvi* Yamag.

Le flacon n° 1736 portait la mention « Dog, Egypt, Prof. R. T. Leiper ».

Le flacon n° 2026 donnait les renseignements suivants: « Ex catfish, Experimental Wolf, Cairo, Prof. R. T. Leiper ».

Les exemplaires que nous avons réidentifiés étaient en tout point semblables au *Mesostephanus milvi* Yamag., redécrit par DUBOIS et PEARSON (1963) d'après des matériels recueillis en Egypte, en 1954, dans deux Chats domestiques et deux *Milvus migrans* (Bodd.), par le Lt. William H. Wells, de l'« U. S. Naval Medical Research Unit n° 2 ». (Voir *Ann. Parasit. hum. comp.* 38: 85-91, fig. 7-10.)

---

[1] La synonymie a été établie dans un travail à paraître: « Synopsis des *Strigeidae* et des *Diplostomatidae* (Trematoda) ».

BIBLIOGRAPHIE

CHANDLER, A. C. et R. RAUSCH, 1948. *A contribution to the study of certain avian strigeids (Trematoda)*. J. Parasit. 34: 207-210.

DUBOIS, G., 1938. *Monographie des Strigeida (Trematoda)*. Mém. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 6: 1-535.

— 1966. *Du statut de quelques Strigeata La Rue, 1926 (Trematoda). II.* Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 89: 19-56.

DUBOIS, G. et J. C. PEARSON, 1963. *Les Strigeida (Trematoda) d'Egypte (Collection William H. Wells)*. Ann. Parasit. hum. comp. 38: 77-91.

DUBOIS, G. et R. RAUSCH, 1950. *A contribution to the study of North American Strigeids (Trematoda)*. The Amer. Midl. Nat. 43: 1-31.

— 1960. *Quatrième contribution à l'étude des Strigeides (Trematoda) nord-américains.* Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 83: 79-92.

KOZICKA, J. et K. NIEWIADOMSKA, 1960. *Tylodelphys podicipina sp. n. (Trematoda, Strigeida) and its life-cycle.* Acta Parasit. polon. 8: 25-36.

SCHMIDT, G. D., 1964. *Parasites from the Common Snipe Capella gallinago delicata in Northern Colorado.* The Amer. Midl. Nat. 71: 503.

Tome 76, n° 3 — mars 1969

Zur Fortpflanzungsbiologie von Chironomus nuditarsis Str.[1]

von

Jürg FISCHER

Zoologisches Institut der Universität Bern,
Abteilung für Vererbungsforschung

Mit 17 Textabbildungen

INHALT

Seite

Einleitung 24

A. *Freilandbeobachtungen* 25
1. Biotop, Population 25
2. Zum Paarungsverhalten 28
3. Der Laichflug 30

B. *Postmetabole Entwicklung der Ovarien* 32
1. Eireifung bei verhinderter Ablage 33
2. Eireifung nach der ersten Ablage 35
3. Eireifung nach der zweiten Ablage 37
4. Diskussion 37

C. *Haltung und Zucht im Laboratorium* 38
1. Materialbeschaffung 38
2. Aufzucht 39
3. Künstlich eingeleitete Kopulation 40
4. Eiablage 44
5. Leistungsfähigkeit der Zuchtmethode 45

D. *Anwendungen der Zuchtmethode* 45

[1] Durchgeführt im Rahmen eines Forschungsprogrammes von Herrn Professor S. Rosin mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Gesuch 2561).

Seite

E. *Inzucht-Probleme* 46
1. „Inzuchtdepression" 46
2. Letalfaktoren im A-B-Chromosom 47

Zusammenfassung 53

Literatur 54

EINLEITUNG

In verschiedenen Bereichen der biologischen Forschung, namentlich in Cytologie, Cytogenetik, Populationsgenetik, Oekologie und Evolutionsforschung, haben die Chironomiden eine grosse Bedeutung erlangt. Die zahlreichen Arten dieser Dipterenfamilie spielen dabei eine unterschiedliche Rolle. So sind zum Beispiel *Chironomus thummi* und die *Camptochironomus*-Arten *C. tentans* und *C. pallidivittatus* zu eigentlichen „Haustieren der Wissenschaft" geworden, und Autoren aus allen genannten Fachrichtungen haben sich mit ihnen befasst. Sehr viele Arten sind dagegen fast nur den Systematikern bekannt. Das hängt damit zusammen, dass die meisten Arten als nicht züchtbar gelten und daher für experimentelle Untersuchungen kaum herangezogen werden.

Anlässlich oekologischer und populationsgenetischer Untersuchungen, die in Zusammenarbeit mit Herrn Professor Rosin durchgeführt wurden, hat sich gezeigt, dass *Chironomus nuditarsis* zu den vielen Arten gehört, die nicht ohne weiteres gezüchtet werden können. Es gab also zunächst keine Möglichkeit, mit dieser Art gezielte genetische Experimente durchzuführen. Dieser Mangel erwies sich aber bald als so schwerwiegend, dass beträchtliche Anstrengungen unternommen wurden, um eine für diese Art brauchbare Zuchtmethode zu entwickeln. Dies ist gelungen: im Laufe zweier Jahre haben wir weit über tausend befruchtete Gelege erhalten, und interessierende Genotypen können in Dauerzucht gehalten werden. Die nahe verwandte Art *Ch. plumosus* konnte ebenfalls zur Fortpflanzung gebracht werden, desgleichen eine kleinere Art, die noch nicht mit Sicherheit bestimmt werden konnte. Voraussetzung für die erfolgreiche Zucht waren verschiedenartige biologische Kenntnisse, die zu einem guten Teil durch eigene Untersuchungen erarbeitet werden mussten. Nachdem die Zuchtmethode einigermassen leistungsfähig geworden war, bestand umgekehrt die Möglichkeit, damit eine Reihe weiterer Fragen von allgemein biologischem Interesse zu bearbeiten.

In der vorliegenden Schrift werden zunächst einige Beobachtungen, die das Fortpflanzungsverhalten im Freiland betreffen, mitgeteilt. Es folgt eine Untersuchung über die Eireifung, dann wird die Zuchtmethode eingehend beschrieben, und zum Schluss werden einige Anwendungen und Ergebnisse der Zucht diskutiert.

Zur Bearbeitung dieses Themas wurde ich von Herrn Professor S. Rosin angeregt. Dafür, sowie für die Beratung beim Durchführen und Auswerten, möchte ich ihm meinen besten Dank aussprechen. Mein Dank gilt ebenfalls Fräulein V. Siegfried, die bei verschiedenen Arbeiten mitgeholfen und die Chromosomenpräparate angefertigt hat. Meiner Frau danke ich für die Reinschrift des Manuskriptes.

A. FREILANDBEOBACHTUNGEN

Die Beobachtungen fallen in die Jahre 1964 bis 1967, also in die Zeit vor der Inbetriebnahme der Abwasser-Reinigungsanlage der Stadt Bern.

1. Biotop, Population

Unterhalb der Stadt Bern wird die Aare durch den Damm des Kraftwerkes Mühleberg zu dem etwa 8 km langen, 400 m breiten und im Maximum 19 m tiefen Wohlensee aufgestaut. Am Grund des auf weite Strecken nur 1 bis 3 m tiefen Sees lagert eine mächtige Schlammschicht. Die seichten Stellen sind im Sommer sehr stark mit Wasserpflanzen bewachsen, und an den flachen Ufern des oberen See-Abschnittes entfaltet sich eine reiche Sumpf-Vegetation. Im unteren Teil des Sees herrschen Steilufer vor, die meistens bewaldet sind, gelegentlich aber aus nacktem Fels bestehen. Unser wichtigstes Beobachtungs- und Fanggebiet liegt bei Hofen, also im oberen See-Abschnitt. Abb. 1 zeigt den See-Querschnitt an dieser Stelle, und zwar sind zwei im Abstand von zwanzig Jahren aufgenommene Profile dargestellt. Aus der Abbildung geht hervor, dass der Seegrund mit der Zeit beträchtliche Umgestaltungen erfahren kann. Auf der Südseite ist am

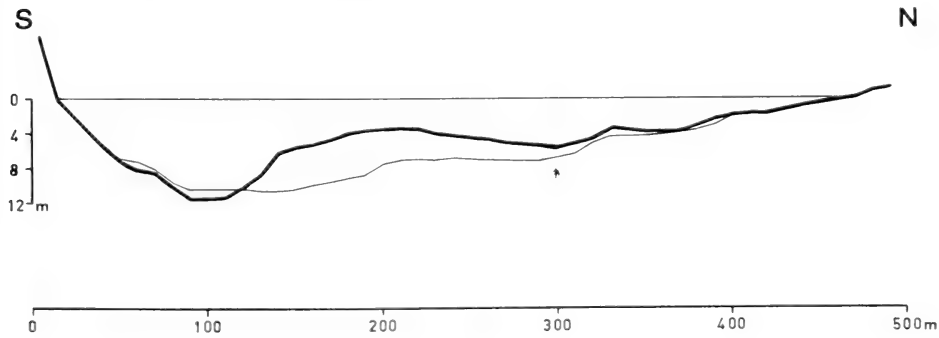


Abb. 1.

Querprofil durch den See bei Hofen. 5fach überhöht. Dünne Linie: Messung 1943, dicke Linie: Messung 1963. Die Unterlagen wurden uns in freundlicher Weise von den Bernischen Kraftwerken zur Verfügung gestellt.

Boden Material abgetragen worden. Der See hat hier heute ausgeprägteren Fluss-Charakter als vor zwanzig Jahren (Die Strömung macht sich beim Rudern schon deutlich bemerkbar). Das Nordufer ist dagegen als Verlandungsgebiet zu betrachten. In der Seemitte war die Schlamm-Ablagerung am stärksten. Die Schicht ist hier in zwanzig Jahren um etwa fünf Meter dicker geworden.

Da die Abwasser-Reinigungsanlage der Stadt Bern den Betrieb noch nicht aufgenommen hatte, war das Wasser während der ganzen Beobachtungsperiode stark verunreinigt. Die Sauerstoff-Bedingungen waren im See aber trotzdem recht günstig. Nach Angabe des Kantonalen Gewässerschutz-Laboratoriums wurde am tiefsten Punkt des Sees annähernd mit Sauerstoff gesättigtes Wasser festgestellt (NEF, pers. Mitt.). Diese Erscheinung ist sicher der Strömung zuzuschreiben, die eine Schichtung des Wassers wohl gar nicht aufkommen lässt (Durchfluss im Jahresmittel nach Angabe des Eidg. Amtes für Wasserwirtschaft 123 m^3/sec.). In den Verlandungszonen ist allerdings von der Strömung nicht mehr viel zu merken. An solchen Stellen wurden zur Zeit unserer Beobachtungen keine Sauerstoff-Bestimmungen durchgeführt. Der Aufenthalt zahlreicher Fische liess aber darauf schliessen, dass auch hier ziemlich viel Sauerstoff vorhanden gewesen sein muss.

Im Schlamm selber liegen dagegen anaerobe Bedingungen vor. Wie Laborbeobachtungen gezeigt haben, bauen die *Chironomus*-Larven in diesem Substrat U-förmige Wohnröhren, durch die sie mittels Schlängelbewegungen sauerstoffhaltiges Wasser pumpen können. Da unsere Objekte, wie wohl alle *Chironomus*-Arten unserer Breiten, den Winter als Larven überleben, können Studien über die Larven-Population während des ganzen Jahres durchgeführt werden.

Generationenfolge

Manche *Chironomus*-Populationen bringen jährlich nur eine oder zwei Generationen hervor. Imagines treten in solchen Fällen nur während kurzer Zeit in Erscheinung, dafür aber oft in riesiger Zahl. Bei der Wohlensee-Population ist keine derartige Zusammenballung der Imagines zu beobachten. Die Fortpflanzungsperiode dauert im Gegenteil ununterbrochen von Ende April bis Ende Oktober, wobei die Imagines im Spätsommer am zahlreichsten sind (Extreme Laichfänge: 10. April 1964, 20. November 1964). Es ist anzunehmen, dass diese Erscheinung mit dem Temperaturverlauf des Wohngewässers in Zusammenhang steht. Es wurde bereits erwähnt, dass die Strömung vermutlich keine Schichtung des Wassers aufkommen lässt. Man darf also annehmen, dass an den meisten Stellen des Wohlensees von Ende Mai bis in den September hinein Temperaturen von 16 bis 20°C herrschen (Abb. 2). Aus diesen Angaben und auf Grund von Labor-Beobachtungen (vgl. C2) kann man auf ungefähr vier Generationen pro Saison schliessen.

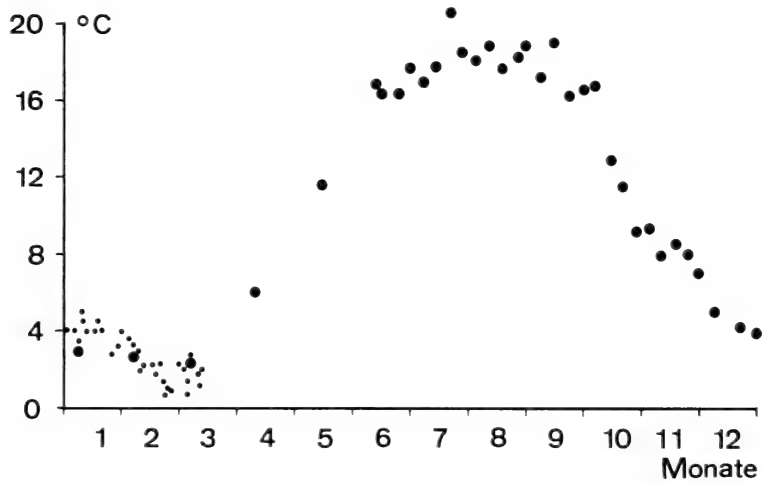


ABB. 2.

Temperaturverlauf des Aarewassers bei Aarberg (12 km unterhalb des Wohlensees). Grosse Punkte: Messungen 1964. Kleine Punkte: Messungen 1965. Nach Unterlagen der Bernischen Kraftwerke.

Schwankungen der Populationsgrösse

Die Populationsgrösse kann von Jahr zu Jahr beträchtliche Schwankungen erfahren. 1963 und 1964 befand sich die Population vermutlich auf einem Maximum der Entfaltung. 1965 war dann ein Massenauftreten von *Mermis* zu beobachten. Diese Nematoden, die vorher nur selten in Erscheinung getreten waren, hatten jetzt gegen 80% der grossen Larven befallen. Sie bewirkten einen starken Rückgang der *Chironomus*-Population. Im Jahr darauf (1966) schien sich diese wieder einigermassen erholt zu haben. Erstaunlicherweise war es aber nur die Art *Ch. plumosus*, die sich so rasch hatte vermehren können. Während nämlich in der Phase des Zusammenbruchs *Ch. nuditarsis* eher etwas häufiger gewesen war als *Ch. plumosus*, hatte sich das Verhältnis nachher stark zu Gunsten von *Ch. plumosus* verschoben, und noch ein Jahr später war wiederum *Ch. nuditarsis* die häufigere Art. Die folgenden Zahlen beziehen sich auf weibliche Imagines, die auf dem Laichflug wahllos abgefangen worden waren (Art-Bestimmung an den Nachkommen).

	Ch. plumosus	*Ch. nuditarsis*
14.-17. September 1965	89	111
6.-8. September 1966	238	16
10.-12. Oktober 1967	11	131

Die Ursachen dieser Verschiebungen sind nicht bekannt. Der *Mermis*-Befall war anscheinend nicht selektiv: Von 106 geprüften *nuditarsis*-Larven waren 81 befallen,

von 23 *plumosus*-Larven waren es 15 ($P > 20\%$). Es wäre an sich denkbar, dass bei diesen Grossfängen die beiden Arten in verschiedenen Phasen der jahreszeitlichen Entfaltung erfasst worden sein könnten. Es wurden aber in jedem Jahr während der ganzen Saison alle paar Wochen kleinere Stichproben gemacht, die die angegebenen Befunde bestätigen.

2. Zum Paarungsverhalten

Bei den meisten *Chironomus*-Arten schwärmen die Männchen über den Ufern der Wohngewässer. Die in die Schwärme hineinfliegenden Weibchen werden von den Männchen ergriffen, die sofort zu kopulieren versuchen. Manchenorts erreichen solche Schwärme beachtliche Ausmasse.

So berichtet Wesenberg-Lund (1943): „Die Chironomiden des Esromsees veranlassen alljährlich durch ihre riesigen Schwärme eine der dortigen Bevölkerung wohlbekannte Erscheinung. An Sommerabenden bilden sie über dem Gribwald Wolken, die bisweilen eine Länge von 7 km erreichen, und deren Breite ich nicht anzugeben vermag. Die Wolken bieten einen geradezu phantastischen Anblick; von ihrer Oberfläche heben sich Kuppeln empor und formen sich langsam zu mehrere Meter hohen Säulen um, die im leichten Sommerwind hin- und herwogen, sich lichten, um sich oben wie Pinienkronen auszubreiten, und sich schliesslich auflösen, um anderen Säulen Platz zu machen. Die Erscheinung dauert bis zum Anbruch der Nacht. Die Chironomidenwolken leuchten rotgolden in der Abendsonne und verschwinden nach Sonnenuntergang allmählich im zunehmenden Dunkel, während sich der obere, von den letzten Strahlen getroffene Teil der Säulen noch goldglänzend vom hellen Abendhimmel abhebt."

Leider ist es uns bisher nicht gelungen, richtige Schwärme von *Chironomus nuditarsis* zu beobachten. Es konnten lediglich vereinzelte Männchen nahe bei der Uferböschung abgefangen werden, die anscheinend den Schwarmplatz noch nicht erreicht hatten. (Es handelte sich aber nicht um frisch geschlüpfte, bloss einem Ruheplatz zustrebende Tiere). Da für die Zuchtversuche unbedingt einige Kenntnisse des natürlichen Paarungsverhaltens gewonnen werden mussten, wurden die an jedem schönen Abend anzutreffenden Schwärme der nahe verwandten Art *Ch. plumosus* studiert:

Die Weibchen werden von den Männchen oft von oben her angeflogen. Primär werden sie vermutlich mit den Beinen umklammert (Im Dämmerlicht schwer festzustellen). Die Männchen krümmen dann das Abdomen halbkreisförmig ein, bis sie mit dem Hypopygium die weiblichen Genitalien erreichen. Meistens verlieren die kopulierenden Paare an Höhe und landen sehr oft am Boden. Gelegentlich können sie sich aber auch in der Luft halten und sogar aufsteigen. Es konnte oft beobachtet werden, dass zwei oder drei Männchen gleichzeitig ein Weibchen gepackt hatten, wobei solche Knäuel natürlich schnell zu Boden sanken. Hier lösten sich die Mücken sehr rasch voneinander, und es ist anzunehmen, dass jeweils nur ein Männchen kopulieren konnte.

Bei den künstlich eingeleiteten Kopulationen (*Ch. nuditarsis*) zeigte sich, dass die Spermienmasse nicht vollständig in der weiblichen Genitalkammer verschwindet (vgl. unter C3). Die Männchen scheinen solche bereits vorhandenen Tropfen zu registrieren; jedenfalls werden sie von frisch begatteten Weibchen in der Regel nicht zur Kopulation angeregt.

Die *plumosus*-Schwärme des Wohlensees erreichen bei weitem nicht die Dimensionen der von WESENBERG-LUND beschriebenen Population, aber sie fallen trotzdem jedermann auf, der sich an schönen Sommerabenden in der Nähe des Sees aufhält. Die Schwärme bilden sich nämlich zu einem grossen Teil über den Wegen und Strassen, und zwar in einer Höhe von etwa 1 bis 5 Meter.

Wie SYRJÄMÄKI (1965) bei *Allochironomus crassiforceps* festgestellt hat, spielen optische Geländemarkierungen beim Schwärmen eine grosse Rolle. Das trifft auch für *Ch. plumosus* zu. Dass die Strassen bevorzugter Schwarmplatz sind, liesse sich zwar möglicherweise mit thermischen Verhältnissen erklären. Eindeutiger für die optische Bedeutung spricht hier schon die Feststellung, dass markante Strassenpartien, wie Abzweigungen und Kreuzungen, deutlich bevorzugt werden. Auch die folgende Beobachtung weist in diese Richtung: Wenn man mit dem Auto nicht allzu schnell an die Mücken heranfährt, betrachten sie dieses offenbar als Grenze des angestammten Schwarmplatzes, und man kann die Schwärme oft über weite Strecken gewissermassen vor sich herschieben. Mit zunehmender Geschwindigkeit geht dabei der charakteristische Zickzackflug in einen geradlinigen Formationsflug über. Der Schwarm erhält dadurch ein völlig verändertes Aussehen und erinnert auffallend an einen Schwarm junger Fische.

Wie bereits angedeutet, bilden sich viele, aber doch nicht alle *plumosus*-Schwärme über den Strassen. So konnte wiederholt festgestellt werden, dass die gleiche Art zur gleichen Zeit über einer frisch gemähten Wiese schwärmte, über einer ganz kleinen Grundfläche, die sich optisch überhaupt nicht von der Umgebung zu unterscheiden schien. Regelmässig bilden sich kleine Schwärme (ebenfalls *Ch. plumosus*) über den Kronen freistehender, nahe am Ufer befindlicher Kirschbäume. Diese Beobachtungen wurden hauptsächlich im Frühsommer gemacht. Die Schwärme bilden sich in dieser Jahreszeit gegen Abend, noch vor Sonnenuntergang. Im Laufe des Sommers verschieben sich die Schwarmzeiten.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass das Schwärmen der Chironomiden ein hochdifferenziertes Verhalten ist, das von einer ganzen Reihe von Umweltsfaktoren abhängt. Man kann diese in ihrem Zusammenspiel nur schwer erfassen und für die meisten Arten bis jetzt nicht solcherart künstlich hervorrufen, dass es zur Schwarmbildung kommt. Es gibt allerdings Ausnahmen. Das Schwarmverhalten von *Spaniotoma minima* (GIBSON, 42) und von *Chironomus strenzkei* (SYRJÄMÄKI, 64) konnte im Laboratorium studiert werden. Einige Chironomiden bilden unter Labor-Bedingungen zwar keine Schwärme, können aber dennoch erfolgreich kopulieren. Zum Teil müssen sie kurz auffliegen und benötigen entsprechend

grosse Flugkäfige, zum Teil bleiben sie überhaupt sitzen und können in Petrischalen gezüchtet werden (BEERMANN 55, STRENZKE 59, SYRJÄMÄKI 64).

Bei den ersten Zuchtversuchen mit *Ch. nuditarsis* wurde ein zimmerhoher Flugkäfig verwendet. Es wurden verschiedenartige Licht- und Temperaturbedingungen geboten, ferner thermischer Aufwind, Seitenwind, optische Markierungen, und schliesslich wurden hunderte von Mücken in einem grossen Labor-Raum fliegen gelassen. In der Dämmerung wurden die Mücken jeweils munter, liefen an den Wänden herum und flogen gelegentlich auf, aber stets landeten sie nach kurzem, mehr oder weniger geradlinigem Flug wieder an einer Wand oder an der Decke. „Tanzende" oder kopulierende Mücken konnten nie beobachtet werden, und es resultierten aus diesen Versuchen denn auch nur einige unbefruchtete Gelege.

3. DER LAICHFLUG

Wenn man sich an schönen Sommerabenden im Boot auf dem See treiben lässt, ist man plötzlich von laichenden *Chironomus*-Weibchen umgeben. Sie fliegen sehr langsam; bei Windstille oder schwachem Wind stehen sie oft minutenlang an der gleichen Stelle über dem Boot. Sie haben das Abdomen nach unten und vorne umgebogen und tragen Laichklumpen in allen Stadien der Entstehung mit sich herum. Der Laich wird also im Flug produziert. Die ausgestossenen Eier, die in das klebrige Sekret der Gallert-Drüse eingebettet sind, werden an die Tibien des dritten Beinpaares geheftet (Abb. 3). Mit zunehmendem Wachstum des Geleges streckt sich das Abdomen.

ABB. 3.

Gelegeproduktion im Labor. Am Vorderende des Geleges ist der gallertige Haftfaden zu erkennen.

In Bezug auf die Ablageorte gliedert STRENZKE (59) die von ihm untersuchten Arten in zwei Gruppen. Im einen Fall wird das Gelege an festsitzende oder schwimmende Gegenstände (z.B. Schwimmblätter und Blütenstände von Wasserpflanzen)

geheftet, im andern Fall aber auf dem freien Wasser abgesetzt. *Ch. nuditarsis* gehört zum zweiten Ablagetyp. Die Mücke nähert sich mit dem fertigen Laich langsam der Wasseroberfläche, um schliesslich sanft aufzusetzen. Der Laich löst sich sofort. In allen bisher beobachteten Fällen erwiesen sich die Mücken als noch vollkommen flugtüchtig. Manche flogen sofort wieder weg, andere blieben noch kurze Zeit neben dem Laich sitzen. Dieser sinkt nämlich nicht augenblicklich ab. Der Haftfaden (Abb. 3) wird erst nach etwa 30 Sekunden benetzt. Während dieser Zeit wird er vom Oberflächenfilm getragen. Ist er aber schliesslich doch nass geworden, sinkt das Gelege mit beträchtlicher Geschwindigkeit ab.

Einfluss von Licht und Temperatur auf die Flugaktivität

Der Laichflug beginnt im Sommer kurz nach Sonnenuntergang (im Juli nach 21 Uhr, im Mai und im September zwischen 19 und 20 Uhr). Kurze Zeit, nachdem man die erste Mücke gesichtet hat, ist man auch schon von ganzen Schwärmen umgeben. Zwanzig Minuten später sind alle wieder verschwunden. Auch in der Morgendämmerung finden vereinzelt Laichflüge statt. Am 23. August 1967 wurden zwischen 5.20 und 5.50 Uhr etwa zwanzig laichende Weibchen der Arten *Ch. plumosus*, *Ch. nuditarsis*, sowie einer kleinen Art festgestellt. Die Lufttemperatur lag zwischen 12 und 12,5°C.

Im Folgenden befassen wir uns nur noch mit dem abendlichen Laichflug. Während im Sommer die Weibchen bei Dämmerlicht (etwa 50 Lux) aktiv sind, fliegen sie im April und im Oktober/November schon lange vor Sonnenuntergang. Es handelt sich dabei jeweils nur um wenige Tiere, deren Flug über mehr als eine Stunde verstreut erfolgen kann. Die tiefste Lufttemperatur, bei der noch solche Tages-Laichflüge festgestellt werden konnten, betrug 8,5°C. Die abgefangenen Mücken machten einen steifen, unterkühlten Eindruck. (Bei solchen Bedingungen sind auch schon im Bootshaus grosse Chironomus-Weibchen beobachtet worden, die an den Wänden sitzend ihre Gelege produzieren konnten). Offenbar werden die normalerweise dämmerungsaktiven Mücken durch die tiefen Temperaturen zur Tagaktivität umgestimmt.

Eine ähnliche Situation konnte beim Schlüpf-Verhalten von *Ch. nuditarsis* festgestellt werden. Bei sommerlichen Bedingungen (Wassertemperatur 18°C) schlüpfen fast alle Mücken in der Dämmerung, während bei Bedingungen, wie sie im Frühjahr und Herbst vorkommen (Wasser 13°C), die meisten Puppen tagsüber aufsteigen.

Wie an anderer Stelle (FISCHER und ROSIN, 68) bereits mitgeteilt wurde, kann diese Umstimmbarkeit von der Dämmerungs- zur Tagaktivität als Anpassung an zwei antagonistische Selektionsfaktoren aufgefasst werden. Optisch orientierte Feinde (Fische, Vögel) bewirken, dass tagaktive Puppen und Mücken einen geringeren Selektionswert haben als solche, die das helle Licht meiden. Da sich die Mücken selber vermutlich auch

teilweise optisch orientieren, ist die Dämmerung normalerweise die günstigste Zeit für die Schlüpf- und die Fortpflanzungsaktivität. Im Frühjahr und im Herbst macht sich als zweiter Selektionsfaktor die tiefe Temperatur bemerkbar. Wie bereits erwähnt, sind die Mücken unterhalb von 8,5°C anscheinend nicht mehr flugfähig. Es gibt nun sowohl im Frühjahr als auch im Herbst eine beträchtliche Zeitspanne, in der diese kritische Temperatur nur tagsüber erreicht oder überschritten wird. Während jetzt dämmerungsaktive Puppen und Mücken ausnahmslos zum Scheitern verurteilt sind, haben tagaktive Tiere noch durchaus die Möglichkeit, sich fortzupflanzen. Bei diesen „Übergangsbedingungen" ist nämlich die Selektionswirkung der optisch orientierten Feinde nicht so stark wie im Sommer: die Vögel sind teilweise weggezogen, und die Fische sind bei tiefer Temperatur weniger aktiv.

SYRJÄMÄKI (66) hat das Schwarmverhalten der nahe verwandten Art *Ch. pseudothummi* untersucht und dabei festgestellt, dass innerhalb eines bestimmten Temperaturintervalls das Helligkeitspräferendum mit sinkender Temperatur ansteigt. In einem anscheinend optimalen Bereich von 19 bis 16°C beginnt das Schwärmen einheitlich bei etwa 400 Lux. Zwischen 16 und 12°C steigen die Werte dann sehr rasch bis über 2000 Lux.

Bei der negativen Korrelation zwischen Temperatur und Helligkeitspräferendum könnte es sich also um ein Prinzip handeln, das bei *Chironomus* weit verbreitet ist. In Bezug auf die Lage der Umschlagsintervalle sind allerdings von Art zu Art beträchtliche Unterschiede zu erwarten. Das Gleiche gilt auch für Puppen, schwärmende Mücken und eierlegende Weibchen bei ein und derselben Art. Ausserdem scheint sich bei den Puppen die Umstimmung anders abzuspielen als bei den Imagines. Während es sich bei den Mücken offenbar um ein allmähliches Verschieben des Helligkeitspräferendums handelt, konnten bei den Puppen unvermittelte Wechsel zwischen drei möglichen Aktivitätszeiten festgestellt werden (FISCHER und ROSIN, 68).

Es gibt aber auch Arten, bei denen die Wassertemperatur keinen Einfluss auf die Lage der Schlüpf-Maxima hat (PALMÉN, 55).

B. POSTMETABOLE ENTWICKLUNG DER OVARIEN

Eine ausführliche anatomische Studie der Reproduktionsorgane beider Geschlechter von *Ch. plumosus* wurde von WENSLER und REMPEL, 1961, publiziert. Für *Ch. nuditarsis* sind keine wesentlichen Abweichungen gefunden worden. Eingehende vergleichend-anatomische Untersuchungen habe ich jedoch nicht durchgeführt. Dagegen wurde das Eiwachstum genauer verfolgt. Da die Geschwindigkeit aller Wachstums- und Zerfallserscheinungen temperaturabhängig ist, mussten die Tiere bei konstanter Temperatur gehalten werden. Wo keine besondere Angabe gemacht ist, betrug sie 19 bis 20°C.

Die zwei Ovarien enthalten bei grossen Tieren je ungefähr 1000 Ovariolen. In jeder Ovariole sind eine bis vier Eikammern zu erkennen, am häufigsten sind es drei (Abb. 5). Nach WENSLER und REMPEL treten regelmässig auch „leere" Ovariolen, sog. nutritive tubes, auf.

1. EIREIFUNG BEI VERHINDERTER ABLAGE

Die Mücken legen nur Eier ab, wenn in den Behältern Wasser vorhanden ist, oder wenn die Luft mit Wasserdampf gesättigt ist. Es ist also sehr leicht, durch entsprechende Haltung die Ablage zu unterdrücken. Für die folgende Untersuchung wurden Weibchen verwendet, deren Metamorphose sich bei Dauerlicht abgespielt hatte. Da bei diesen Bedingungen das Schlüpfen keiner Periodizität unterliegt (FISCHER und ROSIN, 68), sind bei gleichzeitig geschlüpften Tieren nur geringe Unterschiede im physiologischen Alter zu erwarten. Als Nullpunkt für die Zeit-Skala wurde die Imaginalhäutung gewählt. Die Ovarien wurden in Ringerlösung zerzupft und in der gleichen Flüssigkeit unter Deckglas gebracht. Von jedem Individuum wurden je 5 bis 7 erste, zweite und dritte Eikammern gemessen, wobei nur dreikammerige Ovariolen berücksichtigt wurden. Die Durchschnittswerte dieser Mess-Serien sind in Abb. 4 dargestellt.

Im Zeitpunkt der Imaginalhäutung ist in jeder Ovariole die Oocyte der *ersten Eikammer* in vollem Wachstum begriffen, und zwar nimmt zunächst sowohl die Länge als auch die Dicke der Eikammer zu (Abb. 4 und 5a/b). Zwischen 35 und 40 Stunden ist die Längenzunahme fast sprunghaft, während in der gleichen Periode die Dicke abnimmt. Diese Verformung steht mit dem Zerfall der Nährzelle in Zusammenhang (Abb. 5c). Etwa zwei Tage nach der Imaginalhäutung haben die Eier die endgültige Grösse und Gestalt erreicht, und die Follikelzellen haben das Chorion gebildet. Es erfolgt nun die erste Ovulation, indem aus jeder Ovariole das fertige erste Ei austritt und in den zentralen Raum des Ovars, den Calyx, gelangt (Abb. 5d) (vgl. auch SNODGRASS, S. 553 und 559). Hier bilden die Eier eine kompakte Masse. Sie liegen aber nicht regellos herum, sondern sind alle so orientiert, dass ihre Längs-Achsen ungefähr parallel zu den Längs-Achsen der Ovarien liegen. Wenn ein Ovar in diesem Zustand herauspräpariert und verletzt wird, werden die Eier durch Kontraktionen der muskulösen Wand des Ovars ausgestossen.

Bei Zimmertemperatur leben die Weibchen im allgemeinen sechs bis acht Tage lang. Die Eier bleiben in dieser Zeit mehr oder weniger unverändert. Bei alten Mücken (vom 6. Tag an) wurden allerdings in einigen Fällen besonders grosse Eier festgestellt. Vermutlich handelte es sich dabei um Tiere, die kurz vor dem Tod standen. Eine Veränderung der osmotischen Eigenschaften der Eier und damit ein Aufquellen in der Ringerlösung könnte die zu grossen Werte erklären.

Die *zweite Eikammer* jeder Ovariole zeigt innerhalb der ersten zwei Tage ebenfalls ein deutliches Wachstum, und es wird auch hier schon Dotter in die

Oocyte eingelagert. Diese Material-Investition, die in jedem Fall stattfindet, lässt bereits vermuten, dass Zweitablagen vorkommen könnten. Das Wachstum kommt aber bei einer Eikammer-Länge von etwa 90 μ zum Stillstand. Es ist offensichtlich, dass von den reifen Eiern eine Hemmwirkung ausgeht, denn nach deren Ablage

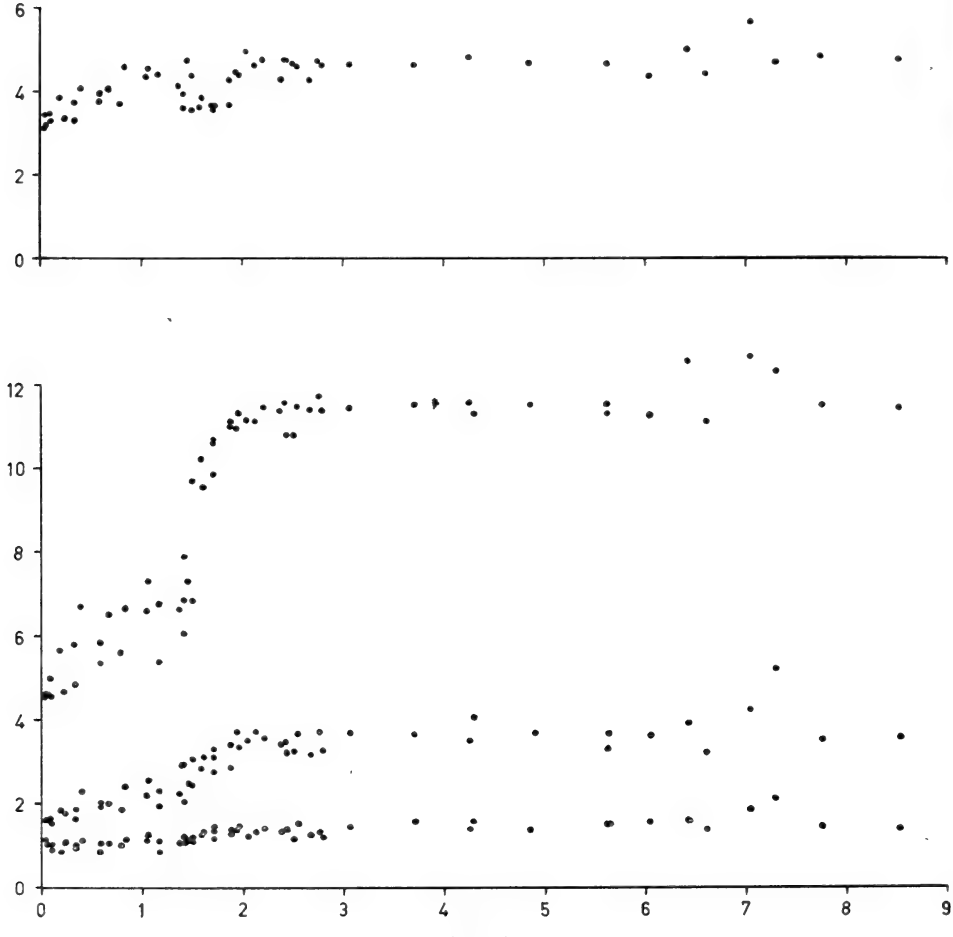


ABB. 4.

Eireifung bei verhinderter Ablage (21° C). Abszisse: Imaginal-Alter in Tagen. Ordinate: Okular-Einheiten: 1 E = 25,3 μ. Obere Darstellung: Breite der ersten Eikammer. Untere Darstellung: Länge der ersten, zweiten und dritten Eikammer.

nimmt das Wachstum der zweiten Oocyten seinen Fortgang (s. Abschnitt 2.). Ob die Weibchen befruchtet sind oder nicht, spielt dabei im Prinzip keine Rolle. Bei unbefruchteten Weibchen ist eine zweite Eireifung seltener zu beobachten, weil hier die Erstablagen, wenn überhaupt, verspätet erfolgen, und weil dann oft die Lebensspanne für eine vollständige zweite Reifung zu kurz ist.

Bei der *dritten Eikammer*, die, wie bereits erwähnt, lange nicht in allen Ovariolen vorgebildet ist, kann nur ein ganz geringes Wachstum beobachtet werden, und die Hemmung wird bereits bei einer Länge von 35 μ wirksam. Dottereinlagerung ist in den ersten Lebenstagen der Imago nicht festzustellen.

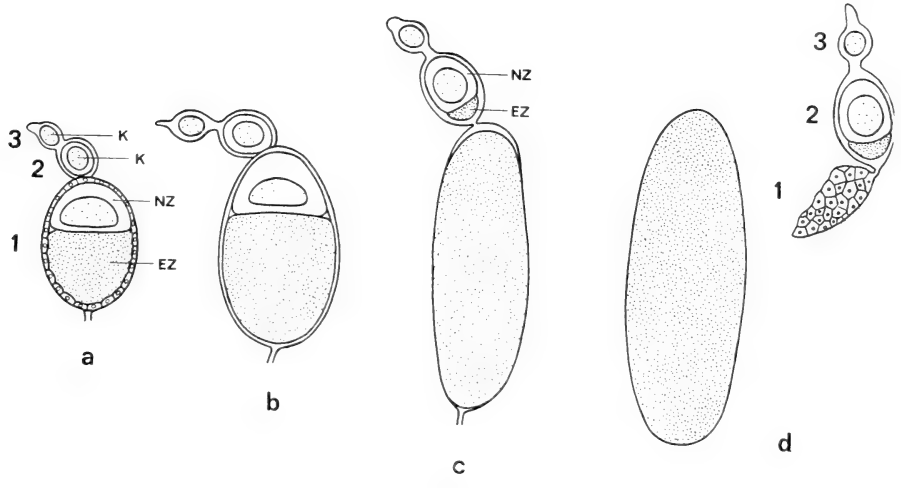


ABB. 5.

Ovariolen in der ersten Reifungsphase. *a*, *b*: erste Eikammer mit Eizelle und Nährzelle; in der 2. und 3. Eikammer ist nur die Nährzelle zu sehen. *c*: Nährzelle der ersten Eikammer zerfallen, Oocyte gestreckt; Eizelle der zweiten Eikammer wächst. *d*: nach erfolgter Ovulation. Fertiges erstes Ei aus dem Calyx und Rest der Ovariole. Unterster Teil derselben mit dem Stiel und einem Teil des Follikels abgerissen.

1, 2, 3 = Eikammern, EZ = Eizelle, K = Kern der Nährzelle, NZ = Nährzelle.

2. EIREIFUNG NACH DER ERSTEN ABLAGE

Normal grosse Weibchen produzieren zwei bis drei Tage nach der ersten Eiablage in den meisten Fällen ein zweites Gelege. Die zweite Eireifung ist aber nicht so einfach zu untersuchen wie die erste: Da die Erstablagen bei unbefruchteten Weibchen zumeist mit einigen Tagen Verspätung erfolgen, können für das Studium der zweiten Eireifung, will man nicht mit Seneszenz-Erscheinungen zu kämpfen haben, nur befruchtete Weibchen verwendet werden. Als Nullpunkt der Skala kommt natürlich nur der Moment der Erstablage in Betracht. Dieser kann in der Regel erst nachträglich aus dem Entwicklungsstand der Embryonen abgeschätzt werden. Die Genauigkeit der zeitlichen Zuordnung der Messwerte ist also nicht sehr gross. Da der zweite Reifungsprozess ohnehin einer viel stärkeren Streuung unterworfen zu sein scheint als der erste, verzichten wir auf die Erstellung eines Zeit-Diagramms. Wir geben lediglich einige Messwerte an, die zeigen, dass nach der Erstablage wirklich Eier in verschiedenen Phasen der Reifung festgestellt werden können (Abb. 6).

Das zweite Gelege enthält stets viel weniger Eier als das erste (Abb. 7 und 8). Es wurde bereits erwähnt, dass man regelmässig Ovariolen mit nur einer Eikammer beobachten kann. Eine gewisse Reduktion des zweiten Geleges ist daher zu er-

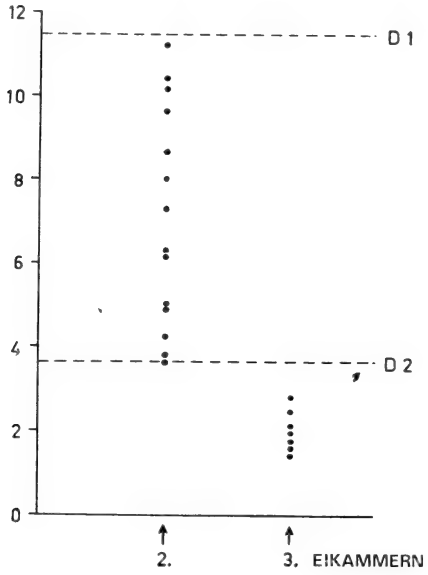


ABB. 6.

Länge der zweiten und dritten Eikammern nach erfolgter Erstablage. D_1: Durchschnittslänge ablagereifer Erst-Eier, D_2: Durchschnittslänge der zweiten Eikammern bei gehemmtem Wachstum. Ordinate: Okular-Einheiten (vgl. Abb. 4).

warten. Ob diese Erscheinung aber ausreicht, um einen Rückgang auf $\frac{1}{3}$ zu erklären, oder ob man annehmen muss, dass ausserdem nach der ersten Ablage ein Teil der zweiten Eikammern resorbiert wird, ist noch unklar.

Auf dem See haben wir schon verschiedentlich Weibchen abgefangen, die auffallend kleine Gelege produzierten. Da wir das Vorkommen von Zweitablagen

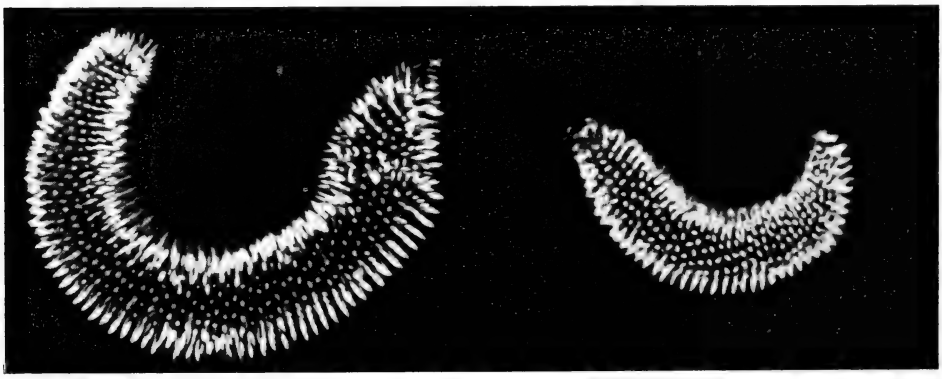


ABB. 7.

Erst- und Zweitgelege im gleichen Massstab abgebildet.

erst vor kurzem eindeutig nachweisen konnten, betrachteten wir diese Gelege als unvollständig (die Gelegeproduktion wird beim Fangen oft unterbrochen oder überhaupt eingestellt). Rückblickend zweifeln wir aber nicht daran, dass es sich in solchen Fällen um Zweitablagen gehandelt hat. Zweitablagen konnten auch bei *Ch. plumosus* (im Labor) nachgewiesen werden.

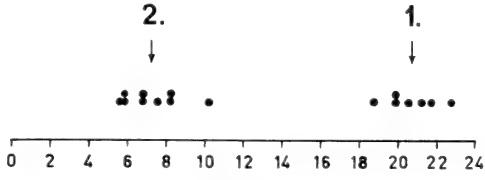


ABB. 8.

Eizahlen bei Erst- und Zweit-Gelegen. Skalen-Einheit: 100 Eier. Pfeile: Durchschnittswerte: 2067 Eier bei den Erst-, 721 Eier bei den Zweit-Gelegen.

Die hier mitgeteilten Beobachtungen und Untersuchungen stellen sich in Gegensatz zu der Annahme von PAUSE (19), wonach *Chironomus* zu einer zweiten Ablage nicht befähigt sei. Auch in jüngerer Zeit scheint die Möglichkeit von Zweitablagen gelegentlich nicht in Betracht gezogen worden zu sein. Bei den von STRENZKE (59) in Tafel I und II abgebildeten „Zwerggelegen" könnte es sich meines Erachtens sehr wohl um Zweitgelege handeln.

3. EIREIFUNG NACH DER ZWEITEN ABLAGE

Nach der zweiten Ablage ist bei den dritten Eikammern ein Wachstum unter Dottereinlagerung zu beobachten. In den Receptacula sind noch immer bewegliche Spermien vorhanden, so dass eine Befruchtung der dritten Eier möglich wäre. Indessen konnte noch nie eine Dritt-Ablage festgestellt werden. Die meisten Mücken sterben, bevor eine solche schon aus zeitlichen Gründen möglich wäre. Durch Implantation von Fettkörper liesse sich vielleicht das Leben der Tiere verlängern (sie nehmen ja keine Nahrung auf). Gleichzeitig wäre auch Substanz für die Dottereinlagerung bereitgestellt. Ein solches Experiment wurde aber noch nicht durchgeführt. Nach der zweiten Ablage sind in manchen Ovariolen hinter den vierten Eikammern fünfte, gelegentlich sogar sechste Eikammern zu erkennen.

4. DISKUSSION

Die Grösse, die die Mücken erreichen, hängt stark vom Nahrungsangebot und von der Temperatur während der Larvalentwicklung ab (FISCHER und ROSIN, 67). Da die Grösse wiederum mit der Zahl der produzierten Eier korreliert ist (ROSIN und FISCHER, 68), besteht also auch ein Zusammenhang zwischen den

genannten Umweltsfaktoren und der Eizahl. Innerhalb sehr weitgesteckter Grenzen sowohl der Temperatur als auch des Ernährungszustandes reifen jedoch völlig normale Eier heran. Irgendwelche Hemm-Mechanismen sind bei der ersten Reifung nicht vorhanden, im Gegensatz etwa zu gewissen Stechmücken, wo die Eireifung erst nach erfolgter Blutaufnahme zustande kommt, oder zu Schaben, wo sie durch die Kopulation ausgelöst wird (Zusammenstellung bei BÜCKMANN, 62).

Wenn bei *Chironomus* im Calyx reife Eier vorhanden sind, ist das Wachstum der folgenden Oocyten gehemmt. Auf welche Art und Weise die Hemmung in diesem Fall zustande kommt, ist nicht bekannt. Bei der Schabe *Leucophaea maderae* gibt das im Uterus getragene Eipaket einen stofflichen Faktor ab, der bewirkt, dass die Corpora allata auf nervösem Weg durch das Gehirn gehemmt werden, und das Fehlen eines von den C. allata produzierten Hormons hat zur Folge, dass die Eireifung unterbleibt. Ausserdem konnte nachgewiesen werden, dass die Ovarien zu bestimmten Zeiten gar nicht zur Eireifung kompetent sind (SCHEURER und LÜSCHER, 66). Es ist hier jedoch zu bedenken, dass es sich bei *Chironomus* um unbefruchtete Eier handelt, die sich im Calyx, also noch innerhalb des Ovars, befinden, während bei *Leucophaea* die Ovulation mit der Befruchtung und der Coconbildung gekoppelt ist, so dass die Hemmstoffe von den heranwachsenden Embryonen gebildet werden könnten.

C. HALTUNG UND ZUCHT IM LABORATORIUM

1. MATERIALBESCHAFFUNG

Ein grosses und einheitliches Material ist am leichtesten zu beschaffen, indem man *Chironomus*-Weibchen auf dem Laichflug abfängt. Wenn man sie in Glasröhrchen bringt und in Ruhe lässt, beendigen sie oft die unterbrochene Gelegeproduktion. Die fertigen Laichklumpen werden sofort mit abgestandenem Leitungswasser benetzt. Im Labor werden die inzwischen stark aufgequollenen Gelege in Kunststoff-Becher mit etwa 3 cm Wasserhöhe übertragen und ohne weitere Vorkehrungen stehen gelassen. Legt man Wert auf eine möglichst hohe Entwicklungsrate, kann man die Gelege auf kleine Glashaken spiessen. Die am Boden aufliegenden Eier bleiben nämlich meistens in der Entwicklung zurück, und oft sterben sie sogar ab. Bei aufgespiessten Gelegen ist dieser Mangel behoben. Sind die Gelege sehr stark gekrümmt, kann aber oft eine analoge Erscheinung beobachtet werden. Diesmal sind es die auf der Innenseite der Gelege befindlichen Eier, die anscheinend schlechtere Bedingungen haben als die äusseren. Sie sind hier dichter gepackt als auf der Aussenseite, was einen höheren Sauerstoffverbrauch pro Volumeneinheit bedingt. Bei Zimmertemperatur ist dieser offenbar so hoch,

dass die Diffusionsgeschwindigkeit des Sauerstoffs als die Entwicklungsgeschwindigkeit limitierender Faktor in Erscheinung tritt. Praktische Bedeutung hat dieses Phänomen nicht, da sich die schlechter versorgten Embryonen doch fertig entwickeln. Aber es zeigt, dass die Gallerte unter anderem die Funktion hat, zwischen den Eiern genügend grosse Abstände zu gewährleisten. Bei Zimmertemperatur kriechen die Larven nach drei Tagen aus den Eihüllen. Sie sind beim Auskriechen alle zentripetal orientiert. Da sie sich vorwärts durch die Gallerte arbeiten, kann man oft beobachten, dass sie in der Achse des Geleges eine kompakte Masse bilden, während weiter aussen die leeren Eihüllen und allfälligen unentwickelten Eier zu sehen sind.

2. Aufzucht

Sobald ein grosser Teil der Larven die Gallerte verlassen hat, wird der Inhalt der Becher in Gefässe mit Futter übertragen. Die Aufzucht ist nicht ganz so einfach, wie man auf Grund verschiedener Publikationen annehmen könnte, vor allem, wenn möglichst alle Larven eines Geleges aufkommen sollen.

Die Larven sind Detritusfresser. Das verwendete Substrat muss also nährstoffreiche Partikel enthalten. Diese sind natürlich bald einmal von Bakterienrasen überzogen. Das schadet jedoch nichts, im Gegenteil, vielleicht bilden die Bakterien sogar die Ernährungsgrundlage der Larven. Das Substrat darf aber nicht zu viel abbaufähiges Material enthalten, denn sonst kommt es auch im Wasser zu einer Massenentwicklung von Bakterien, und das vertragen die jungen Larven nicht.

Ein Wasserdurchlauf-System wäre in dieser Hinsicht vorteilhaft. Dies hat aber den Nachteil, dass freischwimmende Larven verloren gehen können, und das muss bei manchen Untersuchungen unbedingt vermieden werden. Aber auch ohne Durchlauf können günstige Bedingungen erzielt werden, indem man die ersten Phasen der Bakterienentwicklung ausserhalb der Zuchtgefässe ablaufen lässt. Zu diesem Zweck wird feines Brennesselpulver (etwa ¼ bis ½ l) mit Leitungswasser benetzt und bei Zimmertemperatur stehen gelassen. Obwohl sich das Wasser schon nach wenigen Tagen in eine braune Bakterienbrühe verwandelt, riecht der Brei zunächst noch nicht unangenehm. Nach zwei Wochen ist es aber empfehlenswert, das Material in grosse, verschliessbare Eimer umzuschütten. Der Überstand wird nun täglich abgegossen und durch frisches Wasser ersetzt, wobei das Sediment mit kräftigem Strahl aufgewirbelt wird. Diese zweite Phase dauert mindestens eine Woche. Nach dieser Zeit, also insgesamt nach etwa drei Wochen, hat man einen Faulschlamm, der ein ausgezeichnetes Futter darstellt.

Die Grösse der Aufzuchtbecken richtet sich nach der Zahl der anzusetzenden Larven. Für Totalaufzuchten (ca. 2000 Larven) verwenden wir 10-l-Becken mit einer Grundfläche von 6 dm^2. Zunächst werden Cellulosefasern aufgeschlämmt. Diese sinken rasch zu Boden und bilden eine 2 bis 3 cm dicke Schicht. Damit diese

nicht wieder aufgewirbelt wird, sollen die Gefässe bereits den endgültigen Wasserstand von etwa 12 cm aufweisen. Nun wird Faulschlamm zugegeben, der auf der Celluloseschicht einen dünnen Überzug bildet. Es ist wesentlich, dass man die Behälter einige Tage stehen lässt, bevor man die Larven einsetzt. In dieser Zeit entwickeln sich zahlreiche Protozoen und Rotatorien, und es stellt sich ein biologisches Gleichgewicht ein.

Nun können die Larven eingesetzt werden. Sobald sie Wohnröhren gebaut haben, was nach 1 bis 2 Stunden der Fall ist, werden die Aufzuchtgefässe durchlüftet, wobei Glaskapillaren als Ausströmer genügen. Die Larven sammeln um ihre Röhren herum die Schlammpartikel ein. Dadurch entstehen helle Höfe, so dass man gut abschätzen kann, wieviel neuer Schlamm jeweils benötigt wird. Hat man den Eindruck, dass der Schlamm sehr alt und stark ausgelaugt war, kann man als Nahrungszusatz Aquarienfisch-Trockenfutter oder gekochten Eidotter verabreichen. Da die Köpfe der Larven im ersten Stadium nur 0,1 mm breit sind, muss das Material im Mörser entsprechend fein zerrieben werden. Wenn die Larven grösser werden (vom dritten Stadium an), muss gelegentlich zusätzliche Cellulose für den Bau der Wohnröhren geboten werden, und bei starker Trübung oder Schaumbildung wird das Wasser erneuert. Im vierten Stadium reichen 10-l-Becken für die Aufzucht ganzer Gelege nicht mehr aus. Man muss die Zahl der Larven auf die Häfte reduzieren oder noch grössere Becken verwenden.

Man kann die jungen Larven auch zunächst in Kühlschrankdosen auf Futter bringen, um sie dann im zweiten Stadium in die grossen Becken umzusetzen. Dieses Vorgehen erleichtert die Kontrolle der Aufzuchtbedingungen. Ausserdem kann auf diese Weise Platz gespart werden.

Eine kleine Untersuchung hat ergeben, dass von 478 frisch aus der Laichgallerte geschlüpften Larven 438 die ganze Entwicklung bis zur Imago durchlaufen konnten, das sind 91,6%. Die Faulschlamm-Methode darf also als gut bezeichnet werden.

Wir halten die Larven normalerweise bei 18 bis 20° C, also im Bereich der im Wohlensee vorkommenden Sommertemperaturen. Die Generationendauer beträgt hierbei vier bis sechs Wochen. Durch Erhöhen der Temperatur auf 25° C kann diese Spanne auf die Hälfte verkürzt werden. Die grossen Larven können auch kalt gestellt werden. Ein Teil der Larven überlebt bei einer Wassertemperatur von 2 bis 4° C mindestens ein Jahr lang. Beide Geschlechter sind nach dieser Behandlung noch fertil. Belüftung der Becken ist auch hier unerlässlich.

3. Künstlich eingeleitete Kopulation

Wie unter A2 mitgeteilt wurde, ist es bisher nicht gelungen, *Chironomus nuditarsis* in Flugkäfigen zu züchten. Dagegen haben Versuche, festgeschnallte Mücken zur Kopulation zu bringen, zum Erfolg geführt. Bei Stechmücken wird

diese Technik schon seit den fünfziger Jahren angewandt (McDaniel and Horsfall 57, Wright and Pal 67). Hier müssen die Männchen dekapitiert werden, um eine Hemmwirkung des Suboesophageal-Ganglions auszuschalten. Bei *Chironomus* können dagegen intakte Männchen ohne weiteres zur Kopulation gebracht werden. Diese Technik soll im Folgenden eingehend beschrieben werden.

Man lässt die Metamorphose der zur Weiterzucht bestimmten Tiere in Becken ablaufen, die mit Gaze abgedeckt werden können. Mittels einer Schaltuhr wird im Zuchtraum ein 14-Stunden-Tag erzeugt. Das hat zur Folge, dass die meisten Mücken in der Dämmerung, und zwar vor allem in der Abenddämmerung, schlüpfen (Fischer und Rosin, 68). Wenn man täglich zwischen 8 und 10 Uhr die Mücken absammelt, beträgt das Imaginalalter der meisten Tiere 12 bis 14 Stunden, während ein kleiner Teil erst 2 bis 4 Stunden alt ist (Abb. 9).

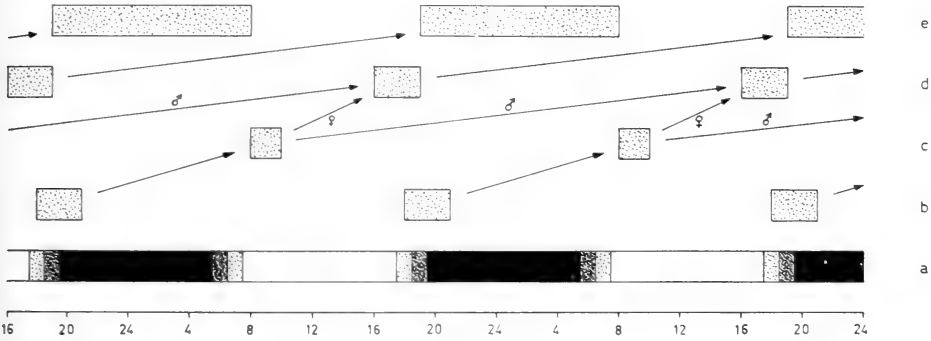


Abb. 9.
Zucht-Schema. Abszisse: Uhrzeit. *a* = Helligkeit, *b* = Hauptschlüpfzeit der Imagines, *c* = Absammeln der Imagines, *d* = Kopulation, *e* = Eiablage (Normalfall).

Die Männchen kommen in kleine, mit Watte oder Schaumstoff verschliessbare Gläser. Es hat sich gezeigt, dass die in der Morgendämmerung geschlüpften Tiere am gleichen Abend in der Regel noch nicht kopulieren können. Sie sind auch noch nicht ganz ausgefärbt und erscheinen ziemlich träge. Da andererseits ein Rückgang der Aktivitäts-Rate erst nach drei bis vier Tagen auftritt, werden die abgesammelten Männchen erst am Abend des folgenden Tages zur Kopulation gebracht. Bei diesem Vorgehen können etwa 90% der Männchen, die meisten sogar mehrmals, zur Kopulation angeregt werden. Die bei Zweitkopulationen übertragenen Spermien reichen aus, um in den betreffenden Gelegen eine normale, also nahe bei 100% liegende, Entwicklungsrate zu gewährleisten.

Zur Aufbewahrung der Weibchen werden mit Gaze verschlossene Kühlschrankdosen verwendet. Tagsüber werden sie bei ungefähr 24°C (nahe bei einer Lampe) gehalten, und noch am gleichen Abend zwischen 16 und 19 Uhr werden sie mit Männchen vom vorhergehenden Tag zur Kopulation angesetzt. Bei diesem Vorgehen sind etwa 50% der Kopulationen erfolgreich.

Vermutlich ist trotz des bei 24°C ziemlich rasch ablaufenden Reifungsprozesses ein Teil der Weibchen noch zu jung. Durch Alternlassen oder durch Trennung der am Morgen und am Abend geschlüpften Weibchen konnte aber bisher keine Erhöhung der Zahl der befruchteten Gelege erzielt werden.

Zunächst werden nun etwa 10 bis 12 Männchen narkotisiert. (Man sperrt sie am besten schon beim Absammeln in solcher Zahl in die Gläser). Man tropft etwas Narkose-Aether auf einen Wattebausch, der an einem Korkzapfen befestigt ist, verschliesst damit das Glas und wartet, bis die Flügelbewegungen aufgehört haben. Die Mücken werden jetzt einzeln auf Schaumstoff-Blöckchen (Abb. 10) gelegt und mit einem Gaze-Streifchen befestigt. (Narkotisierte Mücken werden am besten mit einer feinen Pinzette an den Mitteltarsen angefasst). Es ist darauf

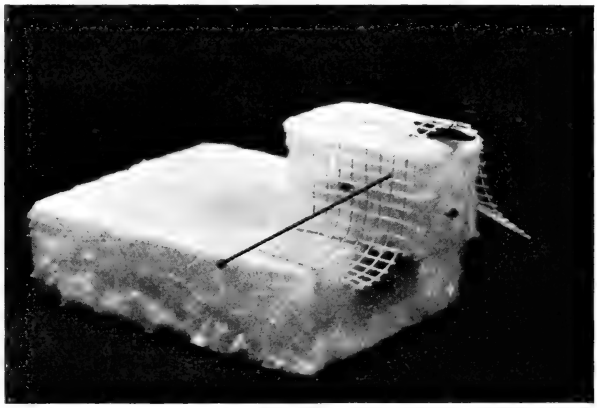


ABB. 10.
Vorrichtung zum Festschnallen narkotisierter Mücken.

zu achten, dass die Männchen in Normal-Lage, also mit den Beinen nach unten, fixiert werden. Das Abdomen soll möglichst weit über den Rand hinausragen. Nun wird ein Weibchen in ein Narkoseglas gebracht, das bereits einen ziemlich konzentrierten Aetherdampf enthält. Sobald die Vordertarsen ausgestreckt sind und auch bei Erschütterung nicht mehr eingekrümmt werden, was nach etwa 10 Sekunden der Fall ist, wird die Mücke herausgekippt und verkehrt (Beine nach oben) auf einem Blöckchen befestigt. Nur die Spitze des Abdomens soll den Rand überragen. Das Blöckchen wird sofort unter dem Binokular befestigt. Das Weibchen soll völlig schlaff sein, so dass die Abdomenspitze leicht nach unten hängt. Es kommt gegelentlich vor, dass ein Weibchen einen verkrampften Eindruck macht. In solchen Fällen muss man mit zwei feinen Nadeln die Geschlechtsöffnung kurz aufsperren, da sonst die Spermienmasse nicht eindringen kann.

Nun wird das Hypopygium eines der inzwischen aus der Narkose erwachten Männchen mit der Genitalregion des noch völlig unbeweglichen Weibchens in Kontakt gebracht, und zwar muss man es sofort in die unter diesen Bedingungen richtige Position bringen (Abb. 11). Wenn dies nicht gelingt, versucht das Männchen nämlich unter Einkrümmen des Abdomens und unter erstaunlichen Verdrehungen des Hypopygiums zu kopulieren, was unter natürlichen Bedingungen zum Erfolg führen dürfte, sich hier aber gerade gegenteilig auswirkt. Aus der richtigen Position heraus erfolgt aber sofort die Kopulation. Die Parameren

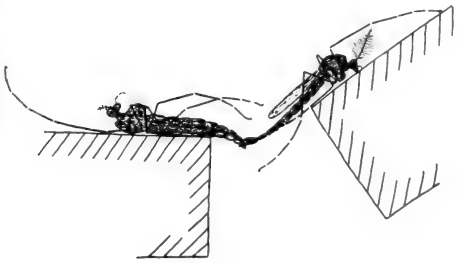


ABB. 11.
Position bei der künstlich eingeleiteten Kopulation.

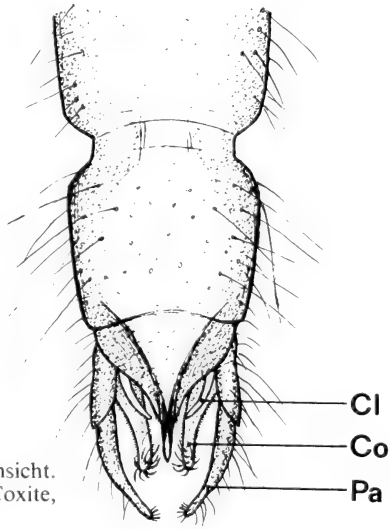


ABB. 12.
Hypopygium, Dorsalansicht. Cl = Claspetten, Co = Coxite, Pa = Parameren.

(Abb. 12) umfassen die Abdomenspitze des Weibchens, und die mit kräftigen Widerhaken versehenen Coxite kommen an die Basis der weiblichen Cerci zu liegen. Sie finden hier so guten Halt, dass man kopulierende Mücken teleskopartig in die Länge ziehen kann, ohne dass der Kontakt unterbrochen wird. Die in der Taxonomie eine grosse Rolle spielenden Claspetten (Appendices II) werden lebhaft auf und zu bewegt. Sie haben offenbar Tastfunktion. Nun wird der Penis ausgestülpt, und unter deutlichem Einknicken des Hypopygiums erfolgt die Ejakulation. Der ganze Vorgang vom Zupacken bis zum Loslassen dauert nur wenige Sekunden. Das Weibchen wird jetzt in einer zugebundenen Kühlschrankdose auf den Rücken gelegt. Der Spermientropfen bleibt nämlich zunächst noch zu einem kleinen Teil sichtbar und könnte am Gefässboden festkleben. Nach kurzer Zeit werden die Weibchen wieder munter, so dass man die Dosen mit 2 bis 3 cm Wasser versehen kann.

Es wurde versucht, die für die Einwanderung der Spermien benötigte Zeit zu ermitteln. Von acht Weibchen, die nach der Kopulation 120 Minuten bei

Zimmertemperatur gehalten worden waren, hatten deren fünf vollkommen leere Receptacula, während sie bei den andern drei Tieren prall mit Spermien angefüllt waren. Die Einwanderung ist also nach längstens zwei Stunden abgeschlossen. Bei den unbefruchteten Weibchen war der anfänglich bei allen Tieren sichtbare Teil der Spermienmasse immer noch zu sehen, während bei den befruchteten Weibchen dieser Teil anscheinend ebenfalls eingewandert war. Es ist also die Spermieneinwanderung, die bei dieser künstlichen Kopulation nicht immer funktioniert. Die Ursache der unterschiedlichen Reaktion der Weibchen ist noch nicht bekannt; dieses Problem wird jedoch weiterhin bearbeitet.

4. Eiablage

Wurden die Tiere sehr warm gehalten, kann die Eiablage schon wenige Stunden nach der Kopulation, also in der Nacht, erfolgen. Bei Zimmertemperatur warten die Mücken damit aber meistens bis zur nächsten Abenddämmerung. Manche Weibchen werden jedoch von der Morgendämmerung zur Eiablage angeregt. Eine Freiland-Beobachtung hat gezeigt, dass es sich hier durchaus um ein normales Verhalten handelt (vgl. unter A3).

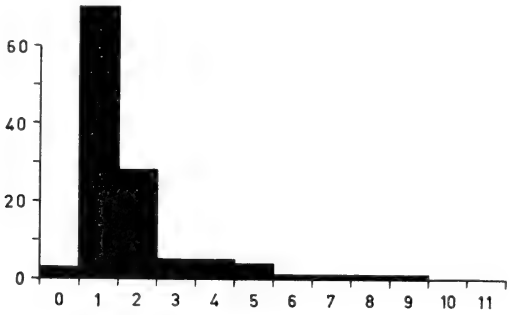


Abb. 13.
Zeitspanne zwischen Kopulation und Eiablage. Abszisse: Tage, Ordinate: Anzahl befruchteter Gelege (Erstgelege).

Gelegentlich erfolgt die Ablage mit einigen Tagen Verspätung (Abb. 13). Sechs Tage nach der Kopulation abgelegte befruchtete Eier sind in ihrer Entwicklungspotenz im Vergleich zu Sofortablagen nicht beeinträchtigt. In einigen Fällen wurden befruchtete Eier sogar erst sieben bis neun Tage nach der Kopulation abgelegt. Die Spermien bleiben in den Receptacula offenbar während der ganzen Lebensspanne der weiblichen Imago befruchtungsfähig.

Im Spätherbst wurde auf dem See mehrmals festgestellt, dass bei Föhneinbruch nach längerer Kälteperiode sofort wieder Laichflüge stattfinden können. Die Vermutung, dass es sich in solchen Fällen um Weibchen handeln könnte,

die vor der Kälteperiode begattet worden waren, ist durch ein Experiment bestärkt worden. Einige Weibchen wurden am Tag nach der Kopulation in den Kühlraum (4 bis 5° C) gebracht und erst nach 12 Tagen wieder warm gestellt. Eines der Weibchen hat dann befruchtete Eier abgelegt. Hier blieben die Spermien also 13 Tage lang befruchtungsfähig.

5. Leistungsfähigkeit der Zuchtmethode

In einer Stunde können nach einiger Übung gut zwanzig bis dreissig Kopulationen erzielt werden. Da rund 50% der Weibchen befruchtete Eier ablegen, resultieren aus einer Arbeitsstunde also 10 bis 15 Gelege. Diese Angaben gelten allerdings nur für genetisch unbelastetes Material (vgl. unter E).

Chironomus plumosus erwies sich mit der für *Ch. nuditarsis* entwickelten Methode ebenfalls als züchtbar. Aus vierzehn Kopulationen resultierten drei befruchtete Gelege. Für das Herbeiführen der Kopulationen war allerdings etwas mehr Geduld erforderlich, als dies bei *Ch. nuditarsis* der Fall gewesen wäre. Bei den *plumosus*-Männchen lässt nämlich kaum die Hälfte eine sexuelle Aktivität erkennen, und davon kommt es wiederum nur bei der Hälfte zu einer Ejakulation. Im Freiland aus dem Schwarm abgefangene Männchen erwiesen sich dagegen auch im Labor als sehr aktiv. Die Leistungsfähigkeit der Methode liesse sich unter Ausnützung dieser Kenntnis bei dieser Art möglicherweise stark erhöhen.

Bei einer kleineren Art, die noch nicht mit Sicherheit bestimmt werden konnte, haben zwei von drei künstlich zur Kopulation gebrachten Weibchen befruchtete Gelege produziert. Es ist anzunehmen, dass mit der beschriebenen Methode noch weitere, bisher nicht züchtbare *Chironomus*-Arten im Laboratorium zur Fortpflanzung gebracht werden können.

D. ANWENDUNGEN DER ZUCHTMETHODE

Bei den seit mehreren Jahren in Bern laufenden populationsgenetischen Arbeiten mit *Chironomus nuditarsis* tauchte immer wieder der Wunsch auf, gezielte Kreuzungen ansetzen zu können. Die Entwicklung einer Zuchtmethode eröffnete denn auch viele neue Möglichkeiten: — Es ist gelungen, eine in der Wildpopulation aufgetretene Translokation zu erhalten und näher zu untersuchen (Rosin und Fischer, 66). — Zur Frage nach den Isolationsmechanismen, die zwischen den nahe verwandten und im Wohlensee gemischt vorkommenden Arten *Ch. nuditarsis* und *Ch. plumosus* wirksam sein müssen, konnte durch Erzeugung von Bastarden ein Beitrag geleistet werden (Fischer und Rosin, 67). — Zur Untersuchung der Beziehungen zwischen chromosomalem Strukturtyp,

Grösse und Fekundität waren die Nachkommen aus bestimmten Kreuzungen aufschlussreich (ROSIN und FISCHER, 68). — Fragen der Geschlechtsbestimmung (ROSIN und FISCHER, 65) werden weiterhin bearbeitet. Wir konnten nachweisen, dass neben dem A-B-Chromosom auch das G-Chromosom den Y-Lokus enthalten kann (ROSIN und FISCHER, in Vorbereitung).

Um all diese Fragen bearbeiten zu können, mussten wir versuchen, für verschiedene chromosomale Strukturtypen reine Zuchtstämme herzustellen. Dies ist bisher nur teilweise gelungen. Die hierbei gemachten Erfahrungen sollen im nächsten Kapitel erörtert werden.

E. INZUCHT-PROBLEME

1. „INZUCHTDEPRESSION"

„Es ist eine fast universelle Beobachtung, dass strenge Inzucht zu einer „Inzuchtdepression" führt, zu einer schweren Reduktion der Eignung in ihren verschiedenen Komponenten" (MAYR, 67). *Chironomus nuditarsis* bildet in dieser Hinsicht keine Ausnahme. Das Ausmass der Inzuchtschäden scheint hier sogar extrem gross zu sein. Wenn zum Beispiel bei *Drosophila melanogaster* die verschiedenen Zuchtstämme in ihrer Eignung auch nicht an Wildfliegen herankommen, so scheint doch Inzucht über eine fast unbegrenzte Zahl von Generationen möglich zu sein. Bei *Ch. nuditarsis* dagegen ist fortgesetzte Inzucht anscheinend unmöglich. Im Verlaufe zweier Jahre haben wir gegen zwanzig Zuchtstämme zunächst durch Geschwister- und Vettern-Inzucht herzustellen versucht, aber in jedem Fall mussten nach spätestens sechs Generationen entweder fremde Tiere eingekreuzt werden, oder die betreffende Linie konnte wegen der geringen Vitalität und Fertilität der Mücken nicht mehr weitergeführt werden. Die beobachteten Inzuchtschäden betreffen die verschiedensten Organe und Funktionen.

Während bei Gelegen, die aus einer Kreuzung fremder Mücken resultieren, die Entwicklungsrate nahe bei 100% liegt, sterben bei Inzucht-Gelegen oft bis zu 50% der Embryonen ab.

Bei der Metamorphose kommt es oft vor, dass die Köpfe der Puppen nicht vollständig aus den larvalen Kopfkapseln befreit werden können. Solche Puppen sind ausnahmslos letal. Auch ohne ersichtlichen Grund sterben oft zahlreiche Puppen ab. Bei der Imaginalhäutung kann der pupale Thorax gelegentlich nicht genügend weit geöffnet werden, so dass sich die Imago nicht aus der Hülle befreien kann. Auch bei genügend grosser Öffnung kommt es oft vor, dass Extremitäten, das Abdomen oder der Kopf in den entsprechenden Teilen der Puppenhülle stecken bleiben. Natürlich sind solche „Unfälle" auch bei normalen Aufzuchten gelegentlich zu beobachten, aber bei Inzuchtstämmen häufen sie sich in auffälliger Weise.

Bei Imagines aus Inzuchtstämmen kann die Körperoberfläche verändert sein, so dass die normalerweise hydrophoben Tiere unmittelbar nach dem Schlüpfen nass werden und ertrinken. — Inzucht-Mücken bleiben in Bezug auf die Körpergrösse oft weit hinter der Norm zurück. — Der Anteil der sexuell aktiv werdenden Männchen kann von normalerweise etwa 90% auf wenige Prozente zurückgehen. — Sehr oft sind bei den Weibchen schlechte Befruchtungs-Raten festzustellen. Zum Beispiel haben bei einer F_3 von 53 begatteten Weibchen nur deren zwei befruchtete Gelege produziert. Die Sektion zeigt in solchen Fällen, dass die Spermien gar nicht in die Receptacula gelangt sind. Der Defekt liegt also schon in der Befruchtungsfähigkeit der Weibchen. — Es sind schon mehrfach Gonaden-Defekte aufgetreten. Bei solchen Aufzuchten sind jeweils alle Übergänge von normalen, prall gefüllten Ovarien oder Hoden bis zu winzigen, völlig leeren Organen anzutreffen. — Die Anhangdrüse der Weibchen kann geschädigt sein, so dass ein abnormes Sekret produziert wird. In solchen Fällen verfärbt sich die Gallerte der Gelege, und die Embryonen sterben ab.

Diese Inzucht-Schäden sind zum Teil wohl auf eine zunehmende Homozygotisierung von Genen zurückzuführen, die im heterozygoten Zustand überdominant sind (vgl. MAYR, 67, S. 184). Wegen ausgesprochener Polygenie kann im allgemeinen zwischen einzelnen Loci und bestimmten Phänen kein klarer Zusammenhang nachgewiesen werden. Immerhin scheinen in unserem Fall auch einzelne Letalfaktoren zu existieren, wie dies im folgenden Abschnitt gezeigt werden soll.

2. LETALFAKTOREN IM A-B-CHROMOSOM

Das A-B-Chromosom ist bei *Ch. nuditarsis* strukturpolymorph (ROSIN und FISCHER, 65). Es kann sowohl im A- als auch im B-Ast eine grosse Inversion enthalten, die wir mit der Ziffer 2 bezeichnen. Das entsprechende Standard-Segment bezeichnen wir mit 1. Im A-Ast kommen noch drei zusätzliche Inversionen vor, so dass eine grössere Zahl von Chromosomentypen möglich ist (Abb. 14). Es hat sich nun gezeigt, dass zwischen Chromosomenkonfiguration und Lebensfähigkeit der Tiere ein Zusammenhang bestehen kann. Dies soll an einigen Beispielen erläutert werden.

Kreuzung von Heterozygoten für die B-Inversion

Bei den Nachkommen aus solchen Kreuzungen sind Standard-Homozygote (B 11), Inversions-Heterozygote (B 12) und Inversions-Homozygote (B 22) im Verhältnis von 1:2:1 zu erwarten. Aus Abb. 15 geht hervor, dass die bei der Aufzucht eines Freiland-Geleges ermittelten End-Zahlen mit dieser Erwartung sehr schön übereinstimmen.

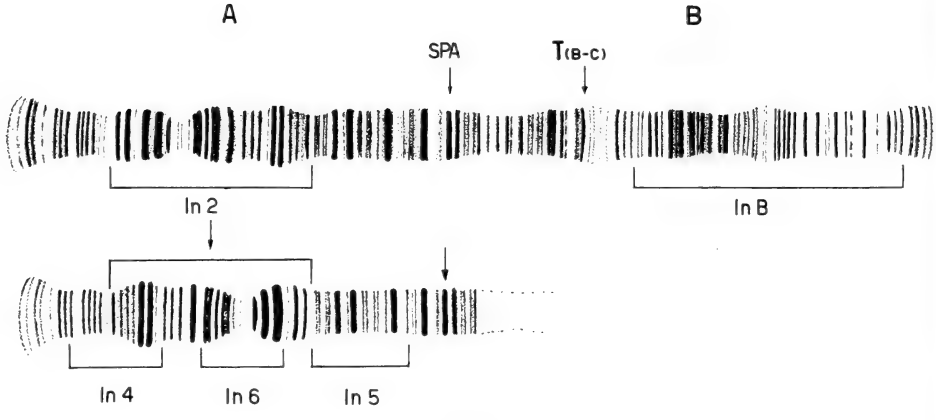


ABB. 14.

A-B-Chromosom von *Ch. nuditarsis*. Oben: Standard-Anordnung mit den Inversionsbereichen 2 und B. Unten: A-Ast homozygot für In 2. Bereiche der Inversionen 4, 5 und 6. T (B-C): Stelle einer Translokation.

Die unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeit der verschiedenen Genotypen lässt sich mit einer engen Korrelation zwischen der B-Inversion und der geschlechtsbestimmenden Region erklären (ROSIN und FISCHER, 65). Da sich die Männchen rascher entwickeln als die Weibchen, ist in solchen Fällen eine unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeit der verschiedenen Genotypen festzustellen. Bei den Larven aus dem Freiland-Gelege 4.720.7 wurde allerdings das Geschlecht nicht ermittelt. Es ist daher nicht bewiesen, aber in Anbetracht der Symmetrie der Punkte doch sehr wahrscheinlich, dass die von der Erwartung abweichenden Zwischenergebnisse auf einer solchen Geschlechts-Korrelation beruhen.

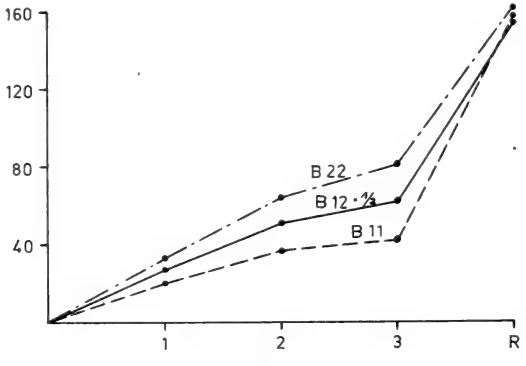


ABB. 15.

Aufzucht Nr. 4.720.7. Summen der im Abstand von drei Tagen erfolgten Auslesen grosser Larven. Abszisse: 1., 2., 3. Auslese und Rest.

Bei dem folgenden Kreuzungs-Experiment sind, wie bei dem Freiland-Gelege 4.720.7, beide Eltern heterozygot für die B-Inversion. Diesmal stammen sie jedoch

aus dem gleichen Gelege, sind also Geschwister. Wie Abb. 16a zeigt, lautet das Zahlenverhältnis der Nachkommen nicht wie erwartet 1:2:1, sondern 0:204:79. Die Standard-Homozygoten waren also letal. Bei den Inversions-Homozygoten ist im Vergleich zu den Heterozygoten anscheinend auch ein Teil ausgefallen, doch ist die Abweichung vom erwarteten Verhältnis 2:1 statistisch nur schwach gesichert (P=4%).

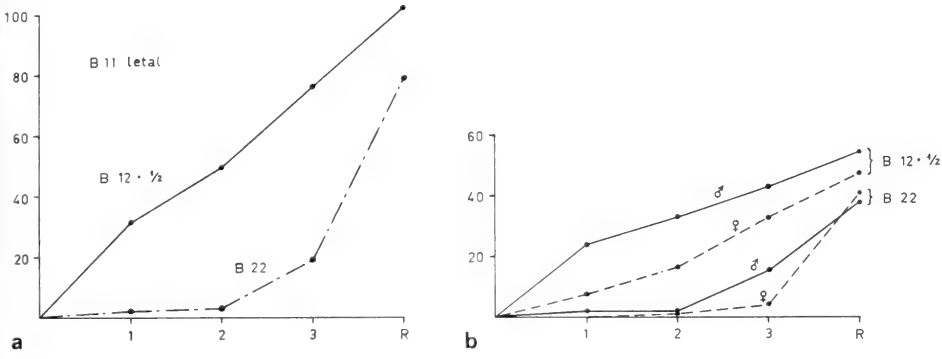


ABB. 16.

Inzucht-Gelege Nr. 37. Summen der im Abstand von drei Tagen erfolgten Auslesen von Vorpuppen. *a* ohne, *b* mit Geschlechts-Zuordnung.

Da in diesem Experiment auch das Geschlecht der Tiere ermittelt wurde, lässt sich leicht zeigen, dass die unterschiedliche Entwicklungsgeschwindigkeit der zwei nicht letalen Genotypen nicht auf eine Geschlechts-Korrelation zurückgeführt werden kann. Eine solche scheint hier überhaupt nicht bestanden zu haben, da sich die Genotypen fast gleichmässig auf die Geschlechter verteilen (vgl. ROSIN und FISCHER, 66). Abb. 16b zeigt, dass sich bei beiden Geschlechtern die Heterozygoten schneller entwickelt haben als die Homozygoten. Der invertierte Chromosomenabschnitt enthielt demnach Gene, sie sich im homozygoten Zustand ungünstig auf die Entwicklungsgeschwindigkeit auswirken. Dies ist also ein weiteres Beispiel von Inzuchtdepression. Dass sich bei beiden Genotypen die Männchen schneller entwickelt haben als die Weibchen, entspricht der sonstigen Erfahrung.

Geschlechtsgekoppelte A-Inversionen

Zwischen der grossen A-Inversion und dem Centromer kann ein kurzes Chromosomenstück ebenfalls invertiert vorliegen (Inversion 5, Abb. 14). Im zu diskutierenden Fall ist die aus Inversion 2 und Inversion 5 bestehende Komplex-Inversion sehr eng mit der geschlechtsbestimmenden Region gekoppelt: Individuen, die diese Inversion aufweisen, sind fast ausnahmslos Männchen, solche ohne Inversion sind mit ebenso grosser Wahrscheinlichkeit Weibchen. In der ersten und zweiten Inzucht-Generation (A 15♂×A 11♀) war nun ein ganz abnormes

Geschlechter-Verhältnis zu beobachten, indem sich aus den Gelegen hunderte von Männchen, aber nur ganz wenige Weibchen entwickelten. Dieser Befund kann durch ein Modell mit mindestens zwei rezessiven Letalfaktoren wiedergegeben werden (Abb. 17).

Aus Abb. 17 geht hervor, dass aus den Nicht-Austauschgameten ausnahmslos vitale männliche und letale weibliche Zygoten entstehen. Durch den bei *Chironomus* in beiden Geschlechtern vorkommenden Austausch (Rosin und Fischer, 66) können in diesem Modell vitale weibliche (und letale männliche) Nachkommen in beliebiger Häufigkeit auftreten.

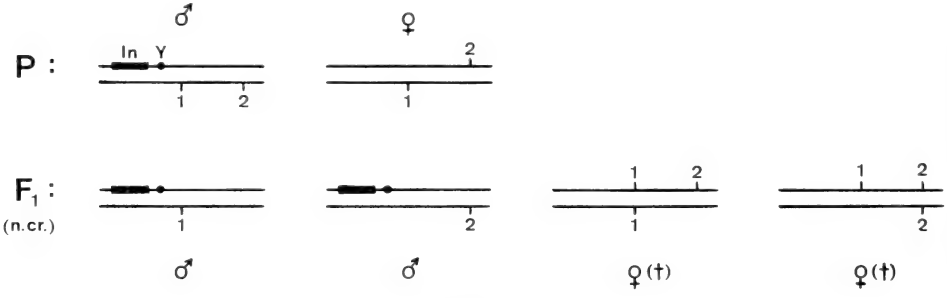


Abb. 17.

Letalfaktoren-Modell. In = Komplex-Inversion 5; Y = Geschlechtsbestimmende Region; 1 und 2 = Letalfaktoren.

Nach zwei weiteren Inzucht-Generationen waren die Letalfaktoren anscheinend verloren gegangen, denn es traten nun wieder sehr viele Weibchen auf. Genau das gleiche Bild bot ein Zuchtstamm, bei dem die Komplex-Inversion am äusseren Ende der Inversion 2 zusätzlich die Inversion 4 enthält (=Komplex-Inversion 3).

Balancierter Letalstamm

Die zuletzt erwähnte Komplex-Inversion 3 (bestehend aus den Inversionen 2, 4 und 5) kann auch einen vom Geschlecht unabhängigen Erbgang zeigen. Im Sommer 1967 wurde auf dem See ein Gelege erbeutet, aus dem sich ausschliesslich komplexinversions-heterozygote Larven beider Geschlechter entwickelten. Die Weiterzucht (inter se) führte zu einem balancierten Letalstamm. Erwartet wurden Standard-Homozygote, Inversions-Heterozygote und Inversions-Homozygote im Verhältnis von 1:2:1, beobachtet wurden bei Stichproben mehrerer paralleler Aufzuchten bei der F_1 insgesamt 0:74:0, bei der F_2 0:48:0. Die A-B-Chromosomen enthielten also im Bereich der Komplexinversion mindestens zwei voll wirksame Letalfaktoren.

Komplexinversions-heterozygote Weibchen dieses Stammes wurden auch mit Männchen aus dem Stamm, bei dem die gleiche Komplex-Inversion sehr eng mit Y gekoppelt ist, gekreuzt. Die Hälfte der männlichen Nachkommen hätte also homozygot für diese Inversion sein müssen. Bei fünf parallelen Aufzuchten wurden total 23 Männchen untersucht: alle waren heterozygot. Da bei diesen Stichproben auch einige „Nachzügler" erfasst wurden, muss angenommen werden, dass wir es wiederum mit eigentlichen Letalfaktoren zu tun haben.

Nun handelt es sich bei diesem Versuch aber nicht um Inzucht. Für die Letalität der Inversions-Homozygoten kommen daher hauptsächlich zwei Erklärungsmöglichkeiten in Betracht: Entweder gibt es Letalfaktoren, die mit einer der Zusatzinversionen untrennbar verbunden sind, oder aber es handelt sich bei dieser Inversion um eine erst seit relativ kurzer Zeit existierende Chromosomenmutante. Sollte letzteres zutreffen, hätten die fraglichen Chromosomen im Inversionsbereich noch weitgehend den gleichen Genbestand. Es könnte somit ein Inzucht-Effekt vorliegen, obwohl die zwei Zuchtstämme auf zwei verschiedene Laichfänge zurückgehen, wovon der eine im Herbst 1965, der andere im Sommer 1967, erfolgte.

Wir befassen uns noch einmal mit dem Freiland-Gelege, das zum balancierten Letalstamm geführt hat. Die Komplex-Inversion 3 hat sich im zuletzt erwähnten Kreuzungsexperiment als homozygot letal erwiesen, und auch bei Larvenfängen im See ist noch nie ein für diese Inversion homozygotes Individuum aufgetreten. Man muss also annehmen, dass das Gelege aus einer Paarung zweier heterozygoter Mücken hervorgegangen ist. Bemerkenswert ist nun, dass die Standard-Homozygoten, die mit einer Häufigkeit von 25% hätten auftreten sollen, vollständig ausgefallen sind (0 von 92 geprüften Vorpuppen). Es ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass in diesem Fall im Freiland eine Geschwisterpaarung stattgefunden hat. Die Wahrscheinlichkeit für ein solches Ereignis ist aber angesichts der Grösse der Population ziemlich gering. Das Zusammentreffen homologer Letalfaktoren ist bei einer Paarung fremder Mücken aber auch recht unwahrscheinlich, wenn diese Faktoren selten sind. Mit der Annahme, dass einzelne Letalfaktoren infolge von Heterosis-Effekten ziemlich häufig sein könnten, liesse sich unsere Beobachtung schon besser interpretieren.

Translokations-Stamm

Bei der im Kapitel D erwähnten Translokation (Abb. 15) hat Inzucht zum Ergebnis geführt, dass fast alle translokations-homozygoten Tiere letal waren. Die vitalen Ausnahmen bewiesen jedoch gleichzeitig, dass nicht der Translokationsbruch an sich letal wirkt. Es ist vielmehr anzunehmen, dass wenigstens eines der an der Translokation beteiligten Chromosomen mindestens ein Letalgen enthielt. Bei einigen Aufzuchten dieser Serie sind, offenbar ebenfalls infolge von Letalgenen, auch die Normal-Homozygoten ausgefallen. Wie bei den Stämmen

mit geschlechtsgekoppelten Komplex-Inversionen sind auch beim Translokations-Stamm die Letalfaktoren mit fortschreitender Generationenzahl „ausverdünnt" worden; eine Linie, die ausschliesslich translokations-homozygote Tiere enthielt, konnte über drei Generationen gehalten werden, bevor infolge Inzuchtdepression wieder „Plus"-Tiere eingekreuzt werden mussten.

„Labor-Polymorphismus"

Sowohl das Phänomen der Heterosis als auch die Letalfaktoren erschweren die Herstellung chromosomal reiner Stämme in hohem Masse. Bei Inzucht-Linien besteht eine grosse Wahrscheinlichkeit dafür, dass Struktur-Homozygote auch für sehr viele Gene homozygot sind, während Struktur-Heterozygote, wenigstens in den strukturdifferenten Bereichen, weitgehend gen-heterozygot sein können. Da sich die Chromosomenstruktur auf den Phänotyp der Tiere nicht auswirkt, muss man bei der Zucht „blind" arbeiten, und die Wahrscheinlichkeit dafür, dass man gleichzeitig zwei der selteneren und weniger vitalen Homozygoten erwischt, wird von Generation zu Generation kleiner. Die Struktur-Polymorphismen sind also unter Labor-Bedingungen nur schwer auszurotten.

Es stellt sich hier die Frage, ob solche Zusammenhänge auch für die Erhaltung von Inversionspolymorphismen im Freiland eine Rolle spielen könnten. Eine teilweise Letalität der Homozygoten müsste eine Abweichung von der Hardy-Weinberg-Verteilung bewirken. Nach unseren bisherigen Befunden ist aber weder bei den Larven noch bei den Imagines eine solche Abweichung nachweisbar (ROSIN und FISCHER, 68). „Homozygotisierungs-Effekte" spielen also in der untersuchten Population nur eine untergeordnete Rolle. Man muss daraus schliessen, dass in Bezug auf viele Gene eine grosse Mannigfaltigkeit von verschiedenen Allelen vorliegt, so dass nur selten subvitale oder letale Kombinationen auftreten.

Am Schluss dieses Abschnittes sei noch mitgeteilt, wie es gelang, trotz der Inzucht-Schwierigkeiten seltene Strukturtypen rein darzustellen, und wie Zuchtstämme über eine unbegrenzte Zahl von Generationen hinweg gehalten werden können. Aus den aufgeführten Beispielen geht hervor, dass der « Gen-Pool » der Labor-Populationen vergrössert werden muss. Man muss also nach zwei bis vier Inzucht-Generationen fremde, aber wenn möglich strukturgleiche, Chromosomen einkreuzen. Beim erstmaligen Auskreuzen eines Strukturtyps werden zu Beginn am besten mehrere unabhängige Inzucht-Linien geführt, die dann in einer fortgeschrittenen Phase zusammengeführt werden können. Wenn ein Stamm bereits existiert, muss der betreffende Typ gelegentlich von neuem aus Wild-Material angereichert und in den Stamm eingekreuzt werden. Bei sehr seltenen oder einmal aufgetretenen Typen muss man nach zwei bis vier Inzucht-Generationen irgendwelche Plus-Chromosomen einkreuzen, mehrere voneinander unabhängige Inzucht-Linien führen und später wieder vereinigen.

Dies alles sind recht aufwendige Arbeiten. Ein genetisch einheitliches Material, wie es die hoch ingezüchteten *Drosophila*-Stämme darstellen, ist bei *Chironomus nuditarsis* nicht zu erreichen. Für die Bearbeitung von Problemen, die eine solche Einheitlichkeit erfordern, ist dieses Objekt daher nicht geeignet.

Zusammenfassung

Zucht: *Ch. nuditarsis* gehörte bisher zu den nicht züchtbaren *Chironomus*-Arten, weil diese Mücken in Gefangenschaft nicht kopulieren. Zahlreiche Laborversuche, unterstützt durch Freilandbeobachtungen und Studien zur Eireifung, führten zu einer brauchbaren Zuchtmethode. Die Kopulationen werden an narkotisierten Weibchen künstlich eingeleitet. In etwa der Hälfte der Fälle entstehen befruchtete Gelege. Bei der Anwendung der Zuchtmethode auf genetische Probleme hat sich gezeigt, dass die Population viele Letalfaktoren enthält, und dass regelmässig Inzuchtdepressionen auftreten.

Freilandbeobachtungen: Bei der untersuchten Population von *Ch. nuditarsis* dauert die Fortpflanzungsperiode ununterbrochen von Ende April bis Ende Oktober. In dieser Zeit treten etwa vier Generationen auf. Die Ei-Gelege werden im Flug über dem See produziert und auf dem freien Wasser abgesetzt. Im Sommer finden die Laichflüge in der Dämmerung statt, im Frühjahr und im Herbst dagegen bei hellem Licht.

Eireifung: Bei Zimmertemperatur ist die erste Eireifung zwei Tage nach der Imaginalhäutung abgeschlossen. Nach erfolgter Erst-Ablage reifen die zweiten Eier heran. Das zweite Gelege enthält viel weniger Eier als das erste (etwa $\frac{1}{3}$). Nach der Ablage des zweiten Geleges fangen die dritten Oocyten an zu wachsen. Dritt-Ablagen konnten aber nicht beobachtet werden.

Résumé

Elevage: Jusqu'à présent, il n'avait pas été possible d'élever des *Chironomus nuditarsis* en laboratoire, parce que ces moustiques, comme la plupart des Chironomides, ne s'accouplent pas en captivité. Des expériences, appuyées sur des observations en plein air et sur des études de maturation, permirent de développer une méthode d'élevage assez productive. Les accouplements se font avec des femelles narcotisées, dont la moitié dépose des œufs fécondés. Il a été démontré, au cours de recherches sur des problèmes génétiques, que dans cette population il y a beaucoup de facteurs létaux, et que l'inbreeding mène régulièrement à diverses altérations.

Observations en plein air: Dans la population observée, la période de reproduction s'étend sans interruption de la fin avril jusqu'à fin octobre. Environ

quatre générations apparaissent pendant cette période. Les masses d'œufs sont produites en vol et déposées à la surface de l'eau. En été, ces vols ont lieu au crépuscule, tandis qu'au printemps et à l'automne les moustiques préfèrent le plein jour.

Maturation des oeufs: A une température de 20° C, la première maturation est terminée deux jours après l'apparition de l'imago. Après la ponte de la première série d'œufs, la deuxième série se met à grandir. Cette masse contient beaucoup moins d'œufs que la première (⅓ environ). Quoique les œufs de la troisième série commencent à grandir après la deuxième ponte, nous n'en avons jamais observé une troisième ponte.

Summary

Breeding: Hitherto it was not possible to breed *Chironomus nuditarsis* in the laboratory, because these midges, like the majority of Chironomids, do not copulate in captivity. A great number of experiments, supported by observations in the field and studies of maturation led to a useful method of breeding. Copulation is made on narcotized females. Half of these produce fertilized eggs. Applying this method to genetic problems, we have found that in the population there are a large number of lethal factors, and that inbreeding regularly leads to " inbreeding depressions ".

Observations in the field: In the observed population the reproduction period continues without interruption from the end of April till the end of October. During this period, approximately four generations take place. The egg masses are produced in flight and deposited on the free water surface. In summer these flights occur in the twilight, whereas in spring and autumn full daylight is preferred.

Maturation of the eggs: At a temperature of 20° C, the first maturation is terminated two days after the emergence of the imago. After the first oviposition the second set of eggs begin to grow. The second egg mass contains a smaller number of eggs than the first one (approximately ⅓). After the second oviposition the third set of eggs begins to grow, but we have never observed a third oviposition.

LITERATUR

Beermann, W. 1955. *Cytologische Analyse eines Camptochironomus-Artbastards. I. Kreuzungsergebnisse und die Evolution des Karyotypus.* Chromosoma 7: 198-259.

Bückmann, D. 1962. *Entwicklungsphysiologie der Arthropoden. Postembryonale Entwicklung.* Fortschr. Zool. 14: 164-237.

FISCHER, J. und S. ROSIN. 1967. *Bastarde zwischen Chironomus plumosus L. und Chironomus nuditarsis Str.* Arch. Julius Klaus-Stift. 42: 30-42.

— 1968. *Einfluss von Licht und Temperatur auf die Schlüpf-Aktivität von Chironomus nuditarsis Str.* Rev. Suisse Zool. 75: 538-549.

GIBSON, N. H. E. 1942. *Mating swarms in a Chironomid, Spaniotoma minima.* Nature 150: 268.

MAYR, E. 1967. *Artbegriff und Evolution.* Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.

MCDANIEL, I. N. and W. R. HORSFALL. 1957. *Induced copulation of Aedine mosquitoes.* Science 125: 745.

PALMÉN, E. 1955. *Diel periodicity of pupal emergence in natural populations of some Chironomids (Diptera).* Ann. zool. Soc. zool.-bot. fenn. Vanamo 17 (3): 1-30.

PAUSE, J. 1919. *Beiträge zur Biologie und Physiologie der Larve von Chironomus gregarius.* Zool. Jb. Allg. Zool. und Physiol. 36: 339-452.

ROSIN, S. und J. FISCHER. 1965. *Geschlechtsgekoppelte Inversionen bei Chironomus nuditarsis Str.* Arch. Julius Klaus-Stift. 40: 26-35.

— 1966. *Über eine Translokation aus einer Wild-Population von Chironomus nuditarsis Str.* Arch. Julius Klaus-Stift. 41: 37-44.

— 1968. *Zum Selektionswert verschiedener chromosomaler Strukturtypen von Chironomus nuditarsis Str.* Arch. Julius Klaus-Stift. 43.

SCHEURER, R. und M. LÜSCHER. 1966. *Die phasenspezifische Eireifungskompetenz der Ovarien von Leucophaea maderae.* Rev. suisse Zool. 73: 511-516.

SNODGRASS, R. E. 1935. *Principles of Insect Morphology.* McGraw-Hill Book Company. New York.

STRENZKE, K. 1959. *Revision der Gattung Chironomus Meig. I. Die Imagines von 15 norddeutschen Arten und Unterarten.* Arch. Hydrobiol. 56: 1-42.

SYRJÄMÄKI, J. 1964. *Swarming and mating behaviour of Allochironomus crassiforceps Kieff. (Dipt., Chironomidae).* Ann. zool. Fenn. 1: 125-145.

— 1965. *Laboratory studies on the swarming behaviour of Chironomus strenzkei Fittkau in litt. (Dipt., Chironomidae).* Ann. zool. Fenn. 2: 145-152.

— 1966. *Dusk swarming of Chironomus pseudothummi Strenzke. (Dipt., Chironomidae).* Ann. zool. Fenn. 3: 20-28.

WENSLER, R. J. D. and J. G. REMPEL. 1961. *The morphology of the male and female reproductive systems of the midge, Chironomus plumosus L.* Canad. J. Zool. 40: 199-229.

WESENBERG-LUND, C. 1943. *Biologie der Süsswasserinsekten.* Springer-Verlag, Berlin, Wien.

WRIGHT, J. W. and R. PAL. 1967. *Genetics of insect vectors of disease.* Elsevier Publishing Company, Amsterdam, London, New York.

Tome 76, n° 4 — mars 1969

On the Behaviour of the Amazon Dolphin, *Inia geoffrensis* in Beni (Bolivia)

by

G. PILLERI
Brain Anatomy Institute
Waldau-Bern Switzerland

With 34 figures

CONTENTS

Introduction 58
Biotop 59
Behaviour protocol 59
Body measurements 64
Food 64
Observations made on animals in captivity 66
Discussion
a) Ranges 67
b) Enemies 68
c) Swimming, blowing, diving and leaping 69
d) Tumbling in shallow water 69
e) Resting on the bottom of the pool 70
f) Play behaviour 71
g) Flight behaviour 71
h) Epimeletic behaviour 71
Summary 72
Zusammenfassung 72
Résumé 73
Literature 74

INTRODUCTION

The Amazon dolphin (*Inia geoffrensis* de Blainville 1817), known locally as the " buffeo ", is a member of the order Cetecea found only in the rivers of tropical South America. It belongs to the *Susuidae* family (see HERSHKOVITZ 1966). Belonging to the same family are the La Plata dolphin (*Pantoporia blainvillei* Gervais and d'Orbigny 1844) found at the mouths of rivers, the Ganges dolphin (*Susu gangetica* Lebeck 1801) found in the Ganges, the Indus (although it seems to be exterminated here, Taber, Sheri, Ahmad 1967) and the Brahmaputra (ANDERSON 1878, PILLERI 1966, 1968) and the Chinese river dolphin (*Lipotes vexillifer* Miller 1918) found evidently only in the Tung-Ting lake. Another fresh water dolphin, the Irrawaddy dolphin (*Orcella brevirostris* Gray 1871) is found in rivers as well as in the open sea (Anderson 1871, HERSHKOVITZ 1966). The " tucuxi " (*Sotalia fluviatilis* Gervais and Deville, in GERVAIS 1853, see WILLIAMS 1931) is a fresh water dolphin often found together with the *Inia*. Other species of *Sotalia* (*guianensis*, *brasiliensis*, *chinensis*, *borneensis*, *lentiginosa*, *plumbea* and *teuszi*) are found in warm sea waters at the mouths of rivers. Apart from articles of a more popular nature, often containing much misinformation, there are very few scientific publications on the behaviour of the Amazon dolphin. The most complete observations were made by LAYNE (1958) and LAYNE and CALDWELL (1964). Recently American zoologists have been able to catch the animal alive in rivers in Peru and have transported by air several dolphins to aquariums in the United States. Layne was therefore able to make observations, not only in the field, but also on animals in captivity (Florida). There are now dolphins in captivity in the Steinhart Aquarium in San Francisco, in the Marineland of the Pacific (Los Angeles) and in the Fort Worth Zoo (Texas).

During my last expedition (1968) in tropical Bolivia (Beni district), I was able to observe and photograph wild buffeos. Four dolphins were caught for the purpose of anatomical investigation. Because little is known of this interesting cetecean species and because of the lack of photographic documentation, I have attempted to fill in some of the blank spaces with the following observations.

I am very grateful to my colleague Dr. med. Hans Gruenberger, La Paz, the medical student Arthur Zimmermann, Bern who accompanied me on my trip to Bolivia, and the mayor of Trinidad, Hernán Dorado Claros, for their generous help in South America. Miss Mirella Antonelli, laboratory assistant in the Brain Anatomy Institute Bern enlarged and ordered all of the photographic material for which I am grateful. Miss Janet Knuckey was responsible for the translation of the script.

Biotop

All observations were made in the rivers Ibaré and Mamoré and in some neighbouring lagoons in the area around Puerto Almacén (Trinidad, Beni district, fig. 1). The Ibaré, which is approximately fifty metres wide, is a slow running river whereas the Mamoré is much wider and flows comparatively faster fig. 5-7). The water level in the rainy season rises considerably. The water in summer is a muddy yellow. During my visit in February 1968, rainfalls were relatively rare and the water level was low which was exceptional for this time of the year. The temperature hovered around 35°C and humidity was at its maximum. The temperature of the water varied between 28° and 30°C. The banks of the river were covered with rain forest and the edges of the river were thick with reeds and other aquatic plants. Clumps of matted water hyacinths and branches were often seen floating in the current. Small farms are situated on the steeper banks of the river Ibaré. The farmers live in bamboo huts and plant bananas, guavas, papaya trees, sugar cane, maize and water melons. Puerto Almacén lies on a hill, has two anchorages and a saw mill which is during the day rather noisy. The boats are mostly canoes made from a tree trunk (" Palo Maria ") driven by paddle or a small outboard motor. Sometimes a larger motor boat can be seen transporting cargo and passengers up and down the river. The bed of the river is muddy sand. No mammals were seen on the river banks during the day. Caymans are seldom seen in the Mamoré and if so, only at night by torch light. On the other hand, there are many water fowl, mostly cormorants and herons. Both rivers are rich in fishes. Piranhas are commoner in the lagoons where there is no current. Many species of turtles can be found sunning themselves on fallen tree trunks at the river's edges. Crabs were seen in the shallow water at the river's edge, the same species that we found in the stomachs of the *Inia* (see chapter on Food). It was not possible to identify the species as I have no systematic experience of these groups of animals.

Behaviour protocol

2.2.1968

Rio Ibaré

Took the shortest route from Trinidad to Rio Ibaré. From there with a motor boat up the river. Sunny weather with the temperature on the river 32°C. Speed approximately 4 knots. The water level was high. Rain forest typical for Bolivia along the river banks. Isolated small farms. A lot of aquatic birds although no mammals. About a dozen buffeos sighted on the way to Puerto Almacén. They differ in size, the smaller approximately 1.5 meters long and grey. The larger animals measure up to 3 meters and are pink. Differences in behaviour are not

obvious. The buffeos are mostly seen close to the bank, sometimes almost in the reeds or water hyacinths. They spout once with the melon showing for an instant out of the water. Then the dorsal regions appear although the tail does not come out of the water at all. It is quite obvious that the noise of the motor disturbs the

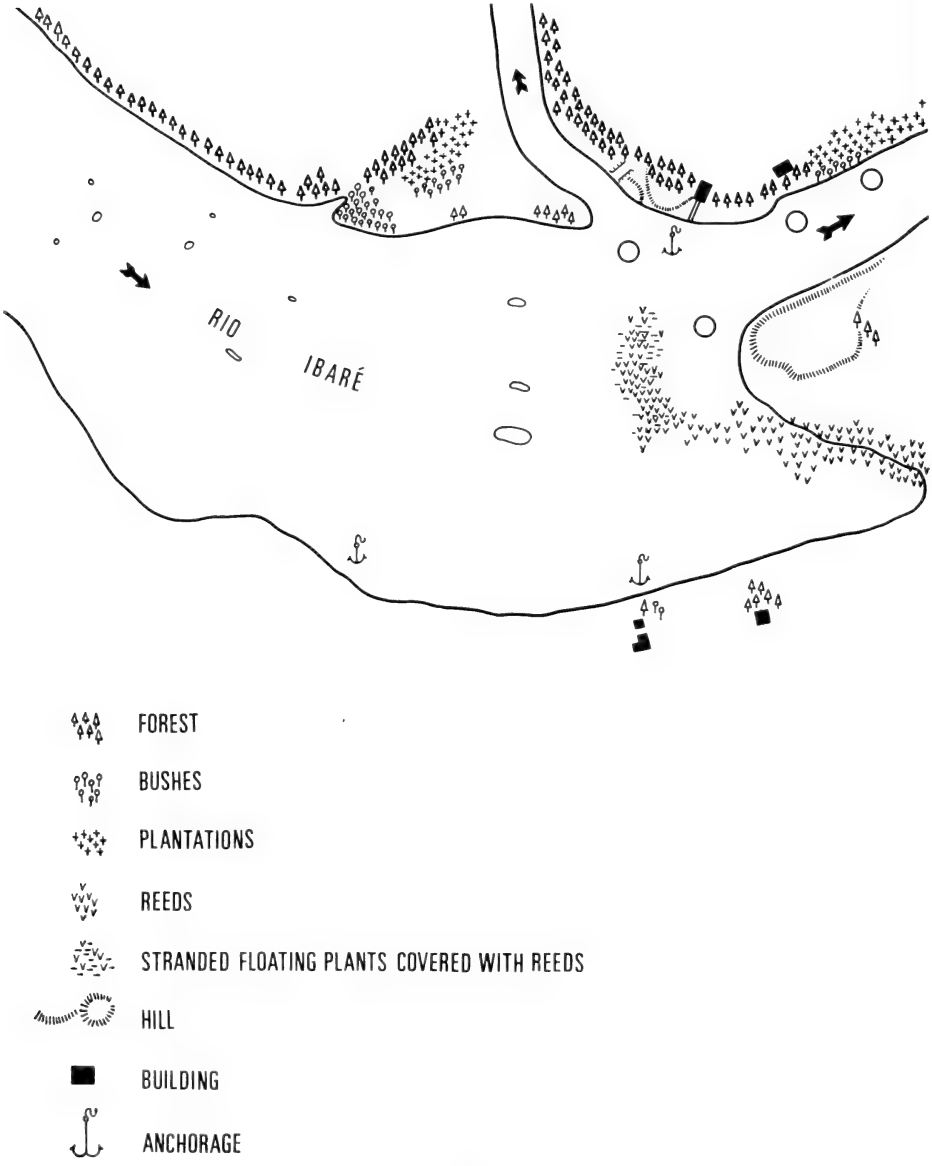


FIG. 1.

Sketch (not proportional) of Puerto Almacén (Rio Ibaré, Beni, Bolivia). In February, 1966 three *Inias* were seen daily within the circled areas.

animals. Only one buffeo at a time was seen. Only once were two animals (male and female ?) seen swimming together. The colour of the animal always corresponded to the size, pink or grey. This observation was constant. Very rarely was the head held out of the water so that the beak was visible. Almost always cormorants were seen swimming or flying in the same area as the *Inias*. The animals seem to inhabit certain areas of the river. They were always seen where the river was broader and the current correspondingly slower. *Inias* were also seen in the anchorage of Puerto Almacén in spite of the relatively busy traffic on the river.

3.2.1968

Excursion to a large lagoon of the Rio Mamoré.

10.20: Departure from Puerto Almacén in a boat with an outboard motor, speed is 4-5 knots, through the Toribio canal which connects the Rio Ibaré with the Rio Mamoré. Overcast, a breeze and a surprising lack of mosquitos. The current in the canal is obvious.

10.50: A buffeo sighted spouting in the middle of the canal.

11.00: Entered the Rio Mamoré, very strong current. Sunny (Fig. 7).

11.05: One buffeo sighted near the western bank.

11.10: An *Inia* blows close to the boat approximately ten meters from the western bank.

11.50: One animal sighted twenty meters from the boat and 25 meters from the bank. The banks are thick with reeds. Shortly afterwards, two animals are sighted swimming close together. Bright sun with strong reflexion on the surface of the water. Temperature 30°C. The animals appear to blow twice at the most and then dive. We coast along the western bank. Again many cormorants seen in the same area as the *Inia*.

12.15: We have turned and are travelling along the east bank. Vegetation the same.

12.45: At the entrance of the lagoon, one buffeo sighted. We enter the lagoon. Temperature 35°C. Strong smell of rotting water weeds.

17.30: On the north bank of the lagoon, another buffeo sighted.

4.2.1968

Mamoré lagoon.

7.15: Rainy night. Three *Inias* sighted at the north bank of the river in front of the camp. They are swimming slowly and blowing regularly. The blow can be seen quite clearly at right angles to the surface of the water. The animals blow once vigourously, breathe two or three times quietly and then dive and stay under water for quite some time.

8.00: One *Inia* sighted close to the river bank rolling in the shallow water in the sand. The animal lay on its side whereby a large part of the body could be seen above the water.

12.00: Departure from the lagoon to go to a second smaller lagoon of the Mamoré. It is long and narrow, lying parallel to the river. Several *Inias* blowing energetically in the normal manner. The beak seldom appears above the water. Numerous cormorants are swimming or flying in the same area (fig. 8).

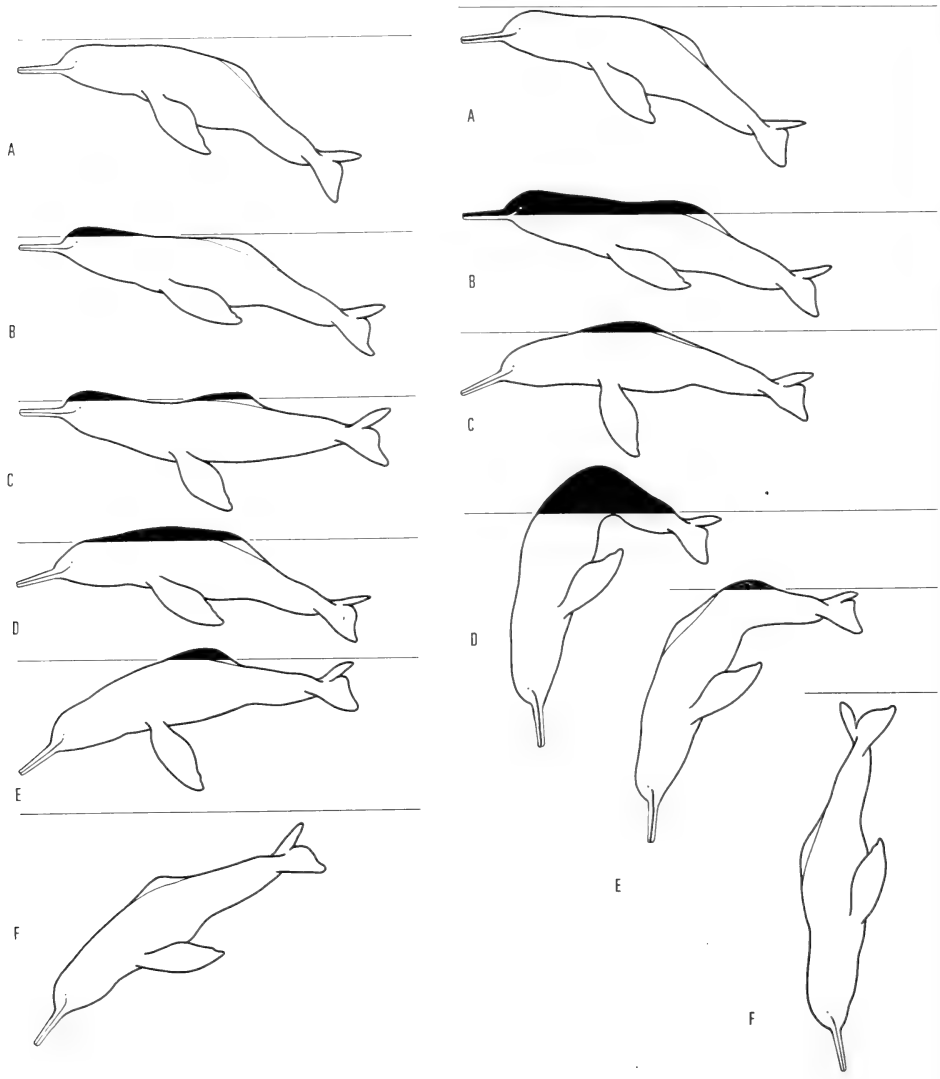


FIG. 2.
Diving by *Inia geoffrensis*. Left, normal diving. Right, deep diving.

5.2.1968

Rio Ibaré.

9.00: Course taken down the river Ibaré from Puerto Almacén. Again several buffeos seen in the river in front of the settlement. The larger animals are pink. When diving deep, the whole of the dorsal fin and the latter part of the body, although not the tail, appears out of the water. The curved part of the body visible above the water, is almost triangular.

9.10: An *Inia* is shot at by a hunter. The wound, situated immediately below the dorsal fin, bleeds freely. A second buffeo comes immediately to the wounded animal, they swim close to one another and then they both dive and disappear.

9.45: Go further up the river for 15 minutes but no buffeos to be seen. The current is stronger, the surface of the water rippled. Return to the area where the *Inia* was wounded. Nothing to be seen. Has a zone of repulsion been formed?

14.15: A large *Inia* sighted at the entrance of a canal of Rio Ibaré, right bank. The surface of the canal is covered with water lilies. As the boat approached the buffeo, it leapt out of the water. It is pink and very big.

15.00: Return to Puerto Almacén. Two large pink animals sighted at the anchorage in front of Puerto Almacén.

16.00: Departure from Puerto Almacén up the river. Strong current, steep river banks. By the first settlement, a buffeo. As is the case in Puerto Almacén, the animals seem to prefer the river near the settlements. The current is weaker here, the river is wider and forms a sort of lake. Set forth further up the river at approximately 4 knots.

16.15: Second buffeo sighted. Similar biotop. No settlements. The *Inia* is in the shaded part of the river. It dives as soon as the motor boat approaches and crosses the danger zone (the boat) under water.

16.30: More buffeos sighted. Two animals swimming close together. They too dive and cross the danger zone under water.

16.45: Reached a small lagoon on the right river bank. No buffeos in the lagoon, very shady. Water still and very muddy. A lot of water weeds on the surface. Departure down the river.

17.25: Arrival in Puerto Almacén. Several hunters in canoes at the junction of the Rio Ibaré and the Toribio canal. Although they have shot repeatedly at the buffeos, the animals stay in the same area. The same three animals circle at the anchorage on the west bank in front of the saw mill.

18.00: One buffeo shot with a 22 mm rifle. An energetic slap on the surface of the water with its tail and then it dives rapidly. Thirty seconds later, a small grey and the wounded pink larger animal surfaced swimming close together. Dived together but only the pink animal reappeared. The animal breathed regularly shortly after shooting, swam quietly without showing any abnormal reaction. In spite of the hunt, the animals remained in the same area.

6.2.1968

Rio Ibaré.

15.50: Strong sun, slight cloud. Temperature 32°C. One animal sighted in the river by Puerto Almacén. The buffeo dived as soon as the motor boat approached it and changed direction under water. Surfaced behind the boat. Soon lost sight of it.

14.00: Course downstream. Second buffeo sighted. Pink. It is rolling in the sand in the shallow water among the reeds (fig. 9).

14.15: A third buffeo seen. A large animal.

14.25: A fourth buffeo sighted near the reeds at the river bank. It too is taking a sand bath. Speed of motor boat 3-4 knots.

14.30: One large animal shot with the rifle. Stunned for a moment, uncoordinated. Dived and reappeared 100 meters from the boat down river. Spouted once and dived again. Surfaced several times. The bleeding wound is very obvious 10 cms below the dorsal fin.

15.00: Wounded animal is accompanied by a second buffeo. Periods spent under water between surfacings increasingly longer.

15.30: Lost sight of the wounded animal. Three more buffeos sighted.

16.00: Another buffeo sighted. Wounded animal nowhere in sight.

17.45: Heavy rain. Return.

The same areas were visited in the following days and the protocol is more or less the same so that I have found it unnecessary to publish the complete dairy.

Body measurements

Four *Inias* were captured for anatomical and haematological investigation. The measurements of the bodies of these four animals can be seen in Table I.

Food

The contents of the stomachs of four animals were collected. Animal No. 417 had a few crabs in its stomach (fig. 3) and numerous nematods which have not yet been identified. This animal had a deformed beak; the upper jaw was approximately 6 cms shorter than the lower jaw. The bones were completely healed. The animal did not seem to have any trouble feeding because its weight was normal. The stomachs of No. 420 and No. 418 were completely empty. They probably vomited the contents when they were shot. Animal No. 419 had about 4 lbs. of half digested fish in its stomach. The most complete specimens can be seen in fig. 30. Crabs pincers were found among the remains of the fish, probably the same species as

TABLE I

Number		*T 417*	*T 418*	*T 419*	*T 420*
Weight kg		28	57	67.5	26
Sex		♂	♀	♀	♀
Length of Body cm		163	208	216	150
Tip of snout — Umbilicus cm		75	132	104	96
Tip of snout — Genitals cm		83	149	143	93
Tip of snout — Anus cm		100	153	148	96
Tip of snout — Flipper cm		50	70	64	43
Length of flipper cm		35	43	42	39
Width of flipper cm		14	17	17	12
Tip of snout — Dorsal fin cm		82	103	103	78
Length of dorsal fin cm		32	48	45	28
Height of dorsal fin cm		6	6	6	3.5
Length of tail cm		19	23	23	17
Width of tail cm		39	47	50	33
Tip of snout — Eye cm		28	37	36	24
Tip of snout — Blowhole cm		33	42	42	29
Blowhole — Eye (left) cm		14	12	13	11
Blowhole — Eye (right) cm		11	15	15	13
Length of eye-lid cm		0.6	1	1	1
Width of blowhole cm		3	4	3.5	3
Length of beak cm		20	26	26	17
Length of lips cm		25	33	34	22
Length of skull cm		—	51	48	34
Teeth	right above	28*	34	31	33
	left above	21*	32	31	32
	right below	33	33	31	33
	left below	33	32	31	32

* incomplete

those found in the stomach of animal No. 417 (fig. 30). KRUMBIEGEL (1954-55) maintains that the Amazon dolphin feeds on crabs alone, LAYNE (1958) that the dolphins eat fish, but I am of the opinion that, according to the stomach contents of the animals caught during the expedition, the Amazon dolphin feeds on fish and crabs. It is interesting to note that dolphin No. 418 had a well advanced dental caries. Dental decay by *Inia*, also in animals caught in other regions of the Amazon, seems to be common (NESS 1966, from material in the British Museum and LAYNE and CALDWELL 1967). The reasons for this decay are not known.

FIG. 3.
Crab (species ?) found in the stomach of *Inia* No. 417.

OBSERVATIONS MADE ON ANIMALS IN CAPTIVITY

Marineland of the Pacific, Los Angeles, California.

There are three *Inias* as well as other Denticeti in the Marineland. They are kept in a round open air pool, approximately 5 meters in diameter. There is a cavity on one side of the pool and the parapet here is slightly higher providing shade for the animals. The *Inias* (fig. 19-27) are medium sized and piebald, pale grey. During the day, they are very active. They spout in the same way as the wild animals although much more frequently. One pattern of behaviour seen by the animals in captivity which was not seen in Beni, probably because of turbid water, was the swimming in a vertical circle. Quite often the animals lay motionless for several seconds on the bottom of the pool. These could be short sleeps. All three *Inias* were caught in Peru (Iquitos).

Steinhart Aquarium in San Francisco, California.

The director of the aquarium, Dr. Earl S. Herald allowed me to go to the upper pools which are normally closed to the public. Here, two *Inias* are kept, one since 1965 (Herald and Dempser 1965). The animals (fig. 18) are medium sized and grey, the same as the animals in the Los Angeles aquarium. One of the animals is quite tame and learns much more quickly than the other. If a 6 inches ring weighted with lead is thrown into the water, the animal will retrieve it holding it on the end of its beak. The pool is indoors and is rectangular approximately 5 meters by 3. The water is about 80°F. The animals often stretch their heads out of the water and can also stand on their tails with their heads out of the water. These *Inias*, like those in the Marineland of the Pacific, were caught in the Upper Amazon (Iquitos, Peru) and transported by air to the United States.

Discussion

Detailed investigations on the ecology of *Inia geoffrensis* have not yet been made and it would be interesting to make systematic investigations on the different biotops of the enormous Amazon basin. Almost no comparative parasitological and haematological investigations have been made. The same is true of the food and the stomach contents of the *Inia*. Intra and interspecific patterns of behaviour are little known. Layne (1954) stated that *Inia* and *Sotalia fluviatilis* inhabit the same areas in Leticia (Upper Amazon, Peru). Promiscuity between species has been seen by dolphins in the open sea, e.g. *Stenella styx* and *Delphinus delphis*, *Tursiops truncatus* and *Globicephala melaena* in the western Mediterranean (Pilleri and Knuckey 1968). I did not see any *Sotalia* in the Ibaré and Mamoré rivers and the local hunters and fishermen said that they had never seen any other dolphin than the *Inia*.

a) *Ranges*

The problem of a certain range for the *Inia* has not yet been mentioned in the literature. I am of the opinion, following my observations, that the animals, at least in narrow rivers such as the Ibaré, inhabit a certain territory. From Puerto Almacén, up or down stream, the animals, isolated or in pairs but seldom three animals together, are always seen at definite intervals from one another, and always in the same place. The buffeos are usually found where the river is wider which means a slower current. The river forms a sort of lake with deep clear water. The *Inia* seems to be so bound to its range that even animals wounded with the rifle can be seen the following day in the same area. I visited the Beni district in February and I realise how important it is to compare the conditions during other seasons. According to the farmers in Trinidad and the neighbouring areas, the

lagoons are in winter, when the level of the water is low, full of buffeos whereas there are hardly any animals in the rivers. This seasonal migration seems to depend on the depth of the water and the amount of food found in the lagoons or rivers. LAYNE (1958) saw numerous animals in the lakes and lagoons one mile north of Leticia (Upper Amazon, Peru). These lagoons and lakes were all connected to the Amazon by canals. *Inia* and *Sotalia* were present in the proportion 2:1. There were 14 *Inia* in the three lakes in the early afternoon. He noted a migration from the river to the lakes so that in the late afternoon, the number of animals in the lakes had risen to 20-25. It is a pity that Layne concentrated his observations on the lakes and not on the river as well. He mentioned that there were more *Sotalia* in the river than *Inia*. I could not see that there was an increase in the number of animals in the Rio Mamoré lagoon in the late afternoon.

Man is an ecological factor of increasing importance in the biotop of the *Inia*. Although the *Inia* seems to be shy, ranges with one to three animals are found directly in front of small settlements. This was also true of Puerto Almacén where 2-3 animals were often seen swimming in the area between the western anchorage, the Toribio canal to the Rio Mamoré and the stranded driftwood in the middle of the Ibaré (fig. 1). Canoes and motor boats did not seem to disturb the animals at all unless they approached the animals directly. The appearance of men and dolphins in the same biotop is phylogenetically new and has been described by other species of river dolphins. Evidently the fishing villages along the banks of the Irrawaddy river in Burma each have their own dolphin *Orcella brevirostris* (*fluminalis*) which chases the fish into the nets (ANDERSON 1878). The *Inia* was seen to behave in a similar manner by Lamb (1954). A buffeo helped the fishermen to bring the fish from the deep to the shallower water. It reacted to the whistles of the fishermen and remained for hours near their boats. This was an isolated case by *Inia*. Nothing is known of similar behaviour by the *Susu gangetica* which neurologically is much more primitive than the *Inia* and the *Orcella* (Pilleri 1966). However, I noted during my expedition to East Bengal in 1967 that the *Susu* was often seen in areas of the Brahmaputra river directly opposite fishing villages, similar to the habitat of the *Inia* in the Rio Ibaré.

b) *Enemies*

Nothing is known about the enemies of the *Inia*. Piranhas do not seem to present any danger to the buffeo. The skin seems to be able to offer enough resistance to the sharp teeth of this dangerous animal. We could not find any scars on the bodies of the captured *Inias* that could in any way be caused by the teeth of a piranha. It is highly improbable that caymans would attack the *Inia*. The reptile appears clumsy when compared with the lithe dolphin. The *Inia* is probably as superior to the cayman as the oceanic dolphin is to the shark.

c) *Swimming, blowing, diving and leaping*

I estimated the speed of swimming at about 2-3 knots although in flight the animal swims much faster. LAYNE (1958) gives 2 knots as the normal speed and 10 knots during flight. In Marineland, I was able to observe the animals swimming in a vertical circle, three or four times, one circle after the other. This is not a stereotype (in my opinion stereotypes do not exist by Ceteceans) but corresponds to similar behaviour seen by fishermen and hunters in Beni. Contrary to the opinion of MOHR (1964), I noted that the *Inia* does not surface to breathe as often as salt water dolphins e.g. *Delphinus delphis*, *Stenella styx*. I clocked periods of up to a minute between spouts. The spout is noisy and even by temperatures over 30°C, very obvious. It rises 1 meter above the surface of the water. The animal is almost horizontal when it surfaces (fig. 2, 11, 12, 21, 22, 23). Most of the time only the melon and the blow-hole appear out of the water. The beak and the eyes are seldom seen. Sometimes, following a blow, the head is stretched out of the water so that the long beak slants over the water (fig. 16). This movement is often followed by a shaking of the head. Perhaps the animal is trying to see over the water. The eyes of the *Inia*, which are pea sized, lie on the side of the head (fig. 18, 30). It is interesting to note that the trochlearis and abducens nerves are absent, whereas the oculomotorius is threadlike. The optic nerve is also relatively narrow (PILLERI and GIHR 1968). The eye of the *Inia* therefore seldom seems to be limited in its movements and it is possible that the animal is forced to move its whole head in an attempt to make up for the lack of movement of the eye.

Deep diving follows in a characteristic manner. The head and throat sink, the dorsal fin rises above the water, the animal bends at the latter part of the body and then dives although the tail does not appear above the water. At the last stage of the dive before the animal disappears entirely, the parts of the body out of the water have the shape of a triangle (fig. 2, 10, 11, 12, 13, 14, 15). I saw only one leap out of the water. It was a large animal about 3 meters long. It shot quite unexpectedly completely out of the water. Dr. Barbara Hegner-von Stockar reported that she has often seen *Inia* leaping quite high out of the wate (Iquitos, Peru).

d) *Tumbling in shallow water*

A form of behaviour which I saw repeatedly in the Ibaré and the Mamoré rivers was the tumbling and rolling of the animals in shallow water, mostly at the edge of the reeds (fig. 9). The *Inia* lay in the water on its side with quite a large part of the body above the surface. It rolled about its own axis and paddled with its tail and the flippers in the water. It could be cleaning itself although the exact reason for this behaviour remains to be investigated.

e) *Resting on the bottom of the pool*

I do not agree with MOHR's statement (1964) that the *Inia* swims day and night and swims slightly slower when sleeping. It has not been proved that slow swimming means sleep. Marine dolphins (*Globicephala*, *Grampus*) lie motionless on the surface of the water for several seconds. These could be short periods of sleep. In Marineland I saw the *Inia* lying quite motionless on the bottom of the pool (fig. 24, 25). These periods could also be described as short sleeps although this has not yet been proved physiologically.

f) *Play behaviour*

According to the local population in Puerto Almacén and Mrs. Monika de Harjes who, together with her father, filmed the fauna of Bolivia, the buffeos can show certain patterns of play behaviour. They will accompany a canoe to play with or bite at the paddles. They always follow the canoe and never swim in the bow wave as do the marine dolphins (*Delphinus delphis*). They have also been seen trying to support overturned canoes. Scientific proof of these behaviour complexes would be extremely valuable for the ethology of the Ceteceans.

g) *Flight behaviour*

During the whole of the expedition, the *Inia* remained relatively shy. If an attempt was made to approach and follow the animal it would dive and then surface to spout only once. If the chase was continued, the animal would remain under water, change direction and swim under the boat and surface 100 meters behind the boat to spout. Similar behaviour was seen by *Tursiops truncatus* in the western Mediterranean (PILLERI and KNUCKEY 1968). On the other hand if the motor was stopped and the boat was rowed very slowly, the animal often approached curiously.

h) *Epimeletic behaviour*

If an animal was shot at and wounded, and if a second buffeo was in the same territory, the second animal would immediately approach the first and accompany it at its side. This approaching and accompanying cannot be described as epimeletic behaviour such as seen by PILLERI and KNUCKEY (1968) by *Delphinus delphis* in the western Mediterranean. Distress signals of *Inia* have not been registered. It is surprising how quickly the animal quietened after the first shock of being wounded. It would swim quite normally except that it would surface more frequently to blow. The resistance against rifle wounds shown by all animals was quite astonishing.

The second animal caught (No. 418, ♀, body length 208 cms.) was very scarred. Both flippers, on the dorsal as well as the ventral surface, and the flukes were

covered with numerous short and long fresh scratches, many running parallel to the anterior or the posterior edge of the flipper more or less radial to the edge (fig. 29, 31, 32). At first I thought that the scars were bites of piranhas but measurements of the distance between the scars and the teeth of the piranha (fig. 33) caught in the same area proved that this was quite impossible. On the other hand, the distance between the teeth of the *Inia* (fig. 34) is exactly the same as the distance between the scars. The possibility therefore exists that the *Inia* will try the help the wounded animal in that they grip the flippers and the tail between their teeth and try to push and pull it to the surface of the water. This would confirm the tales told by the local fishermen that wounded dolphins are helped to shallow water by other buffeos. It is obvious that in running water, the wounded dolphin could only be pulled to the surface when held between the jaws of other animals. The hunter who shot animal No. 418 reported that two other buffeos were circling the wounded animal very closely. LAYNE and CALDWELL (1964) are of the opinion that epimeletic behaviour does not exist by *Inia* but according to my observations, the possibility does exist. In the open sea, it is enough to support the wounded dolphin under the flippers and belly and push it to the surface to breathe (SIEBENALER and CALDWELL 1956, PILLERI and KNUCKEY 1968). In the current of the river, however, perhaps it is necessary to bite and hold the flippers and tail between the teeth. Such epimeletic behaviour by *Inia* can be seen in fig. 4 although I hasten to point out that it is drawn from fantasy not from fact. It would be interesting to make further studies of epimeletic behaviour by *Inia*.

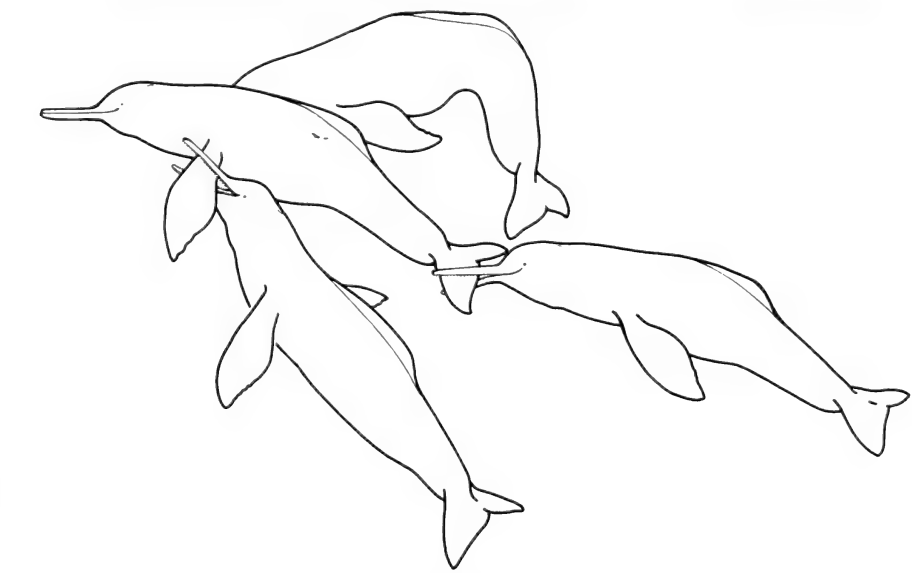


FIG. 4.
Hypothetical drawing of epimeletic behaviour by *Inia geoffrensis*.

Summary

Observations made in the field (Beni, Bolivia, February 1968) on the habitat and behaviour of the river dolphin *Inia geoffrensis* (*Susuidae*) are discussed. An account of several behaviour patterns in captivity is given. The biotop in the Beni district is described. Observations prove that at this time of the year (February), one, at the most three, individuals are found in each range. *Inia* is bound to its range and does not leave it even when it is wounded with a rifle. In February, more animals were seen in the rivers than in the lagoons. Evening migrations from the rivers to the lagoons, as described by Layne, were not seen. Each territory was occupied by 1-3 animals. The ranges were often close to the native settlements. Swimming, blowing, diving and leaping as well as flight behaviour are described. If followed by a motor boat, the animal dived and like *Tursiops truncatus* in the Mediterranean, changed direction under water. Wounded animals were often flanked immediately by other *Inias*, and accompanied. It is presumed that epimeletic behaviour does occur by the Amazon dolphin. Motionless lying on the bottom of the pool (in captivity) could be short periods of sleep. Another pattern of behaviour, tumbling and rolling in shallow water is described. Anatomical investigations (absence of the olfactory nerves, a very thin optic and oculomotor nerve, absence of trochlear and abducens whereas the N. octavus is well developed) speak for an eminent acoustic orientation by *Inia*. The measurements of the bodies of four *Inia* captured in the Beni district (Rio Ibaré) are given. Young animals are grey which changes to pink as the animal grows older. Food consists of fish and crabs from the river.

Zusammenfassung

Es werden Beobachtungen über das Habitat und Verhalten des Flussdelphins *Inia geoffrensis (Susuidae)* mitgeteilt, die in Beni (Bolivien), im Februar 1968 gemacht wurden. Anschliessend sind einige Angaben über das Tier in Gefangenschaft (Ozeanarium) referiert. Das Biotop wird in den Grundzügen beschrieben. Mehrere Beobachtungen sprechen für das Vorliegen in dieser Jahreszeit von Territorien des an sich meistens solitär oder in Gruppen von maximal drei Individuen lebenden Delphins. An ihren Flussterritorien ist *Inia* stark gebunden und verlässt sie auch nach Feuerwaffenverletzungen nicht. Im Februar wurden mehr Tiere in den Flüssen als in den Lagunen beobachtet. Abendliche Wanderungen von den Flüssen in die Lagunen, wie sie in der Literatur beschrieben werden, wurden um diese Zeit nicht beobachtet. Jedes Territorium war von 1—3 Tieren bewohnt. Oft findet sich das Territorium in der Nähe menschlicher Siedlungen. Es wird das Schwimmverhalten, Blasen, Tauchen und Springen, sowie das Flucht-

verhalten beschrieben. Mit Booten verfolgt, tauchen die Tiere und ändern, wie *Tursiops truncatus* im Mittelmeer, die Schwimmrichtung in der Tiefe um 180°. Durch Feuerwaffe verletzte Tiere werden sehr oft von unverletzten Artgenossen sofort flankiert und begleitet. Das Bestehen von Hilfeleistung bei *Inia* wird angenommen. Regungsloses Liegen auf dem Grund (bei Tieren in Gefangenschaft beobachtet) einige Sekunden lang könnte Schlaf bedeuten. Als besonderen Bewegungsablauf zeigt *Inia* ein sich wälzen in ganz seichtem Wasser. Anatomische Beobachtungen (Fehlen des Nervus olfactorius, trochlearis und abducens, dünner Sehnerv, sehr stark entwickelter Nervus acusticus) sprechen für eine eminent akustische Orientierung des Tieres. Die Körpermasse von vier gefangenen *Inia* und die Zahnformeln werden mitgeteilt. Jungtiere haben eine graue Körperfarbe, die mit zunehmendem Alter ins rosa-fleischfarbige umschlägt. Nach der Untersuchung des Mageninhaltes besteht die Nahrung des Amazonasdelphins aus Fischen und Flusskrabben.

Résumé

Ce travail relate des observations faites au Béni (Bolivie), en février 1968, sur le dauphin de l'Amazone *Inia geoffrensis* (Susuidae). Quelques données sont consignées sur l'animal en captivité (océanarium). Le biotope est décrit. Plusieurs observations permettent de supposer l'existence saisonnière de territoires chez ce dauphin, qui vit solitaire ou en groupe de trois individus au plus. L'*Inia* est très attaché à ses territoires fluviaux qu'il ne déserte même pas lorsqu'il y a essuyé des coups de feu. En février, on a observé un nombre d'individus plus grand dans les rivières que dans les lagunes. Les déplacements que font ces animaux le soir des cours d'eau aux lagunes, tels qu'ils sont consignés dans la littérature, n'ont pas pu être observés. Chaque territoire est habité par 1 à 3 individus. Fréquemment le territoire se trouve à proximité des habitations humaines. L'auteur décrit les modalités de la nage, de la plongée, du saut, du soufflement et de la fuite. Les individus poursuivis par des embarcations plongent et modifient leur cap de 180° en profondeur, ainsi que le fait *Tursiops truncatus* en Méditerranée. Très souvent, lorsqu'un animal est blessé par un coup de feu, il est immédiatement flanqué par des congénères valides qui l'escortent. On admet l'existence d'une assistance chez *Inia*. La position immobile sur le fond durant quelques secondes (observée chez des spécimens captifs) est interprétée comme une attitude de sommeil. L'*Inia* révèle un comportement particulier qui consiste à se rouler dans une eau très peu profonde. Les observations anatomiques (absence des nervus olfactorius, trochlearis et abducens, minceur du nerf optique, grand développement du nervus acusticus) parlent en faveur d'une orientation éminement acoustique de cet animal. Les mensurations et les formules dentaires de quatre *Inia* capturés sont indiqués. Les jeunes ont une couleur grise, qui vire au rose-chair avec

l'âge. D'après l'analyse du contenu stomacal, le régime alimentaire du dauphin de l'Amazone consiste en poissons et en crabes fluviatiles.

Contributions to the knowledge of the Cetacea: XXXVII. With the assistance of the Swiss National Fund for the promotion of scientific research (Grant No. 4606/68).

LITERATURE

ANDERSON, J. *Anatomical and zoological researches comprising an account of the zoological results of the two expeditions to Western Junnan in 1868 and 1875 and monograph of the two Cetacean genera, Platanista and Orcella.* London, B. Quaritch 1878.

DE HARJES, M. Personal communication.

HEGNER-VON STOCKAR, B. Personal communication.

HERALD, E. S. and R. P. DEMPSER. *Meet " Whiskers ".* Aquarium Journ. (Steinhart Aquarium, San Francisco) 36: 213-216 (1965).

HERSHKOVITZ, P. *Catalogue of Living Whales.* Smithsonian Inst., US Nat. Mus. Bull. 246: 259 pp. Washington D.C. 1966.

KRUMBIEGEL, I. *Biologie der Säugetiere.* 2 Vols. 355 und 844 pp. Agis Verlag, Krefeld und Baden-Baden 1954, 1955.

LAMB, F. B. *The Fisherman's Porpoise.* Nat. Hist., New York 53: 231-232 (1954).

LAYNE, J. N. *Observations on freshwater dolphins in the Upper Amazon.* J. Mammal. 39: 1-22 (1958).

LAYNE, J. N. and D. K. CALDWELL. *Behaviour of the Amazon Dolphin, Inia geoffrensis (Blainville), in Captivity.* Zoologica (New York) 49: 81-108 (1964).

MOHR, E. *Notizen über den Flussdelphin Inia geoffrensis de Blainville 1817.* Der zool. Garten 29: 261-270 (1964).

NESS, A. R. *Dental caries in the Platanistid Whale Inia geoffrensis.* J. Comp. Path. 76: 271-278 (1966).

PILLERI, G. *Über die Anatomie des Gehirnes des Gangesdelphins Platanista gangetica.* Rev. Suisse zool. 73: 113-118 (1966).

— *Über Habitat und Verhalten des Gangesdelphins Susu gangetica Lebeck in Ostbengalen und Indien.* Atti Mus. Storia Naturale, Trieste (1968, in press).

— *Considérations sur le cerveau et le comportement du Delphinus delphis.* Rev. Suisse Zool. 74: 665-677 (1967).

— *Du comportement de quelques cétacés en Méditerranée occidentale.* Vie et milieu (Banyuls) 18: 355-364 (1967).

PILLERI, G. and M. GIHR. *On the brain anatomy of the Amazon Dolphin Inia geoffrensis de Blainville 1817 (Cetacea, Susidae).* Experientia 24: 932-934 (1968).

PILLERI, G. and J. KNUCKEY. *Behavioural patterns of some Delphinidae seen in the Western Mediterranean.* Z. Tierpsychol. (1968, in press).

— *Über das Verhalten einiger Delphinadae. (Delphinus delphis, Stenella styx, Tursiops truncatus, Globicephala melaena, Grampus griseus und Pseudorca crassidens) im westlichen Mittelmeer.* Atti Mus. Storia Naturale, Trieste 26: 33-76 (1968).

SCHEVILL, W. E. and W. A. WATKINS. *Whale and Porpoise voices*. Woods Hole Oceanographic Inst., 24 pp. (1962).

SIEBENALER, J. B. and D. K. CALDWELL. *Cooperation among adult dolphins*. J. Mammal. 37: 126-128 (1956).

TABER, R. D., A. N. SHERI, and M. S. AHMAD. *Mammals of the Lyallpur Region, West Pakistan*. J. Mammal. 48: 392-407 (1967).

WILLIAMS, S. H. *River Dolphin from Kartabo, Bartica District, British Guiana*. Zoologica (New York) 7: 105-128 (1931).

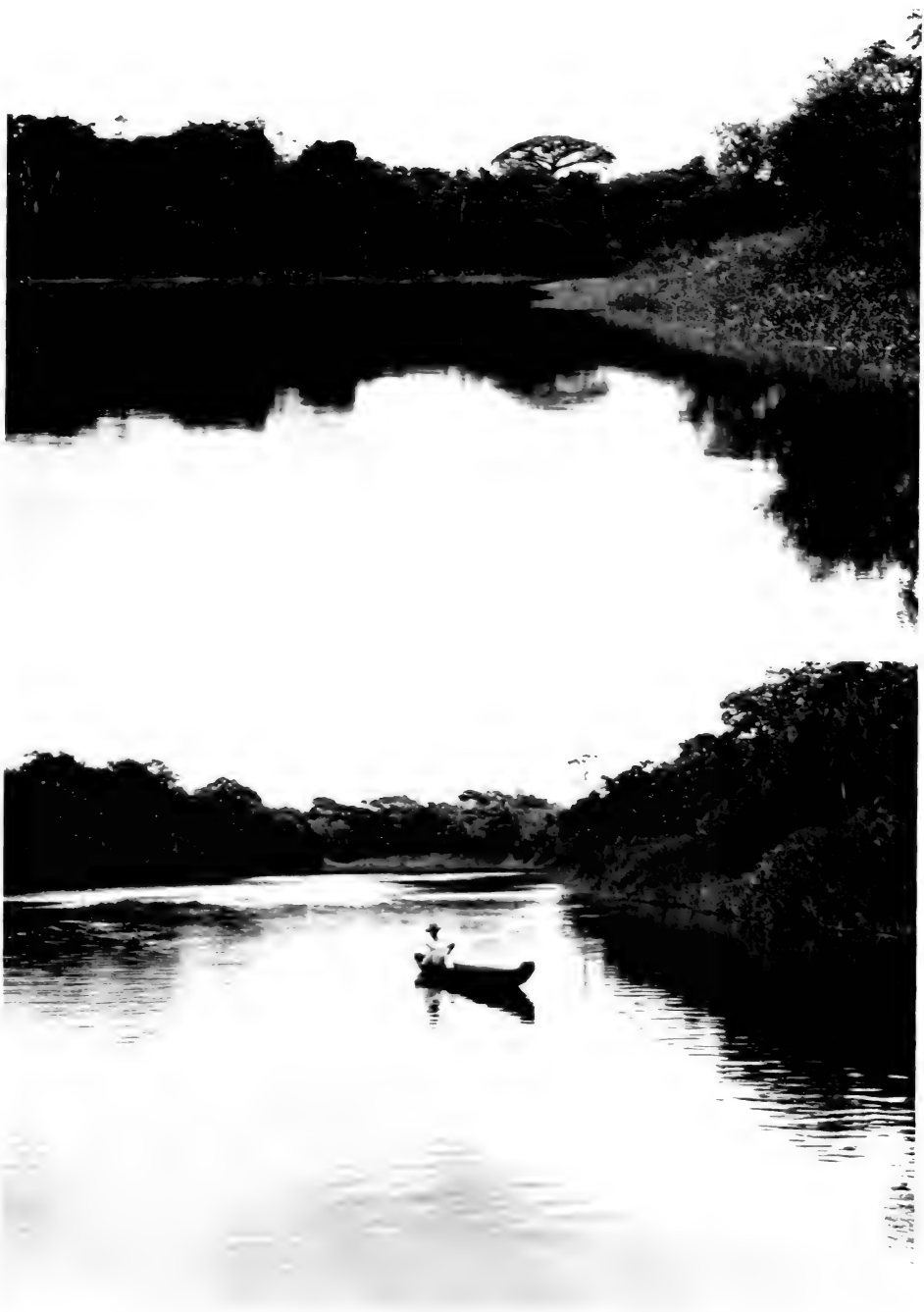


Fig. 5, 6.
Biotop on the Rio Ibaré, upriver from Puerto Almacén
(Beni, Bolivia, Photo Pilleri, February, 1968).

Fig. 7.
Biotop on the Rio Mamoré (Beni) a short distance from the junction of the Toribio Canal and the river. *Inias* were often seen at this point near the reeds.

Fig. 8.
Lagoon at the east bank with aquatic birds. Dark cormorants were often seen in the same biotop as the *Inia* (Photo Pilleri, February, 1968).

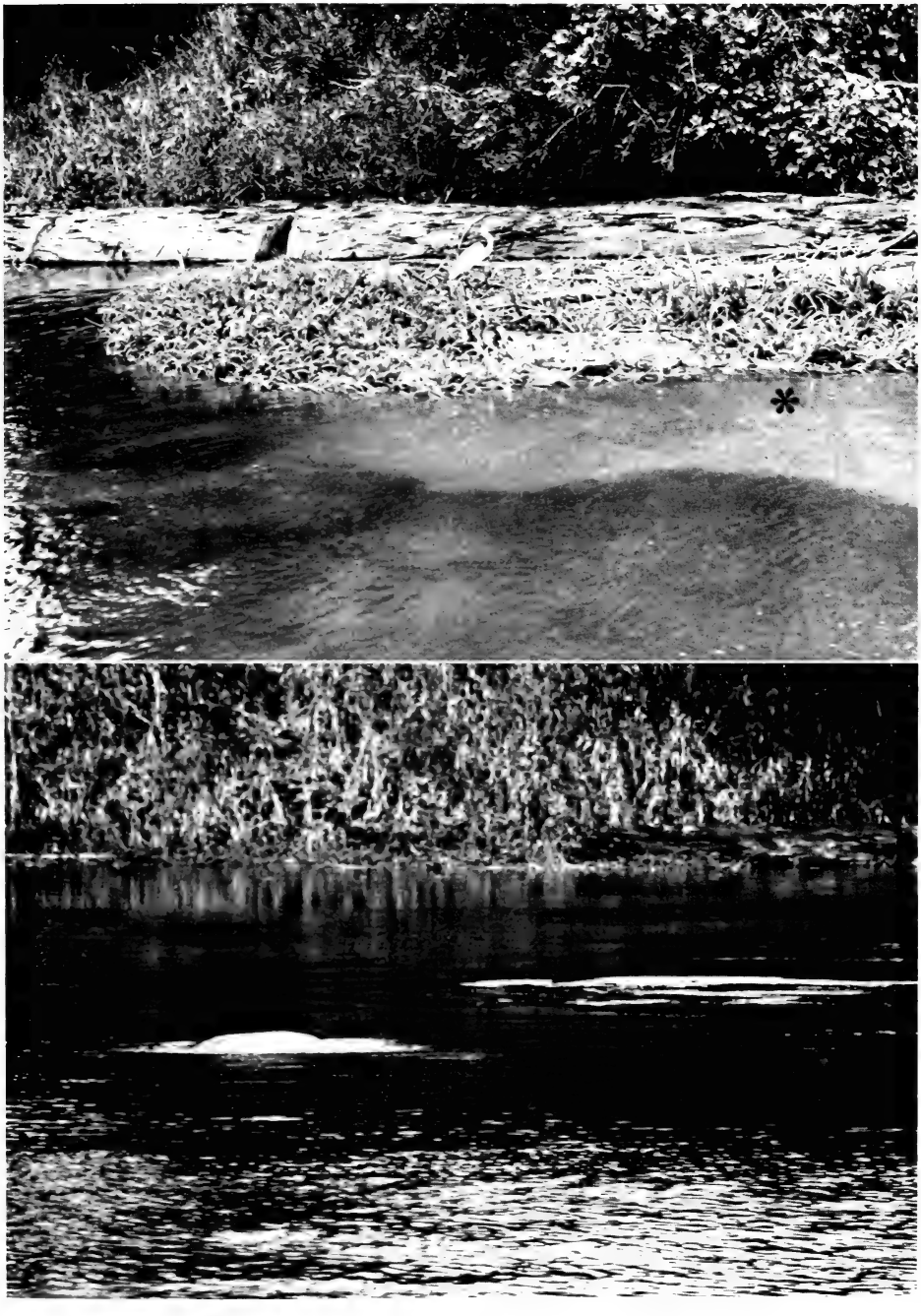


Fig. 9.
Inia was often seen tumbling and rolling in the shallow water near the reeds (*).

Fig. 10.
Two *Inias* shortly before diving. Rio Ibaré (Photo Pilleri, February, 1968)

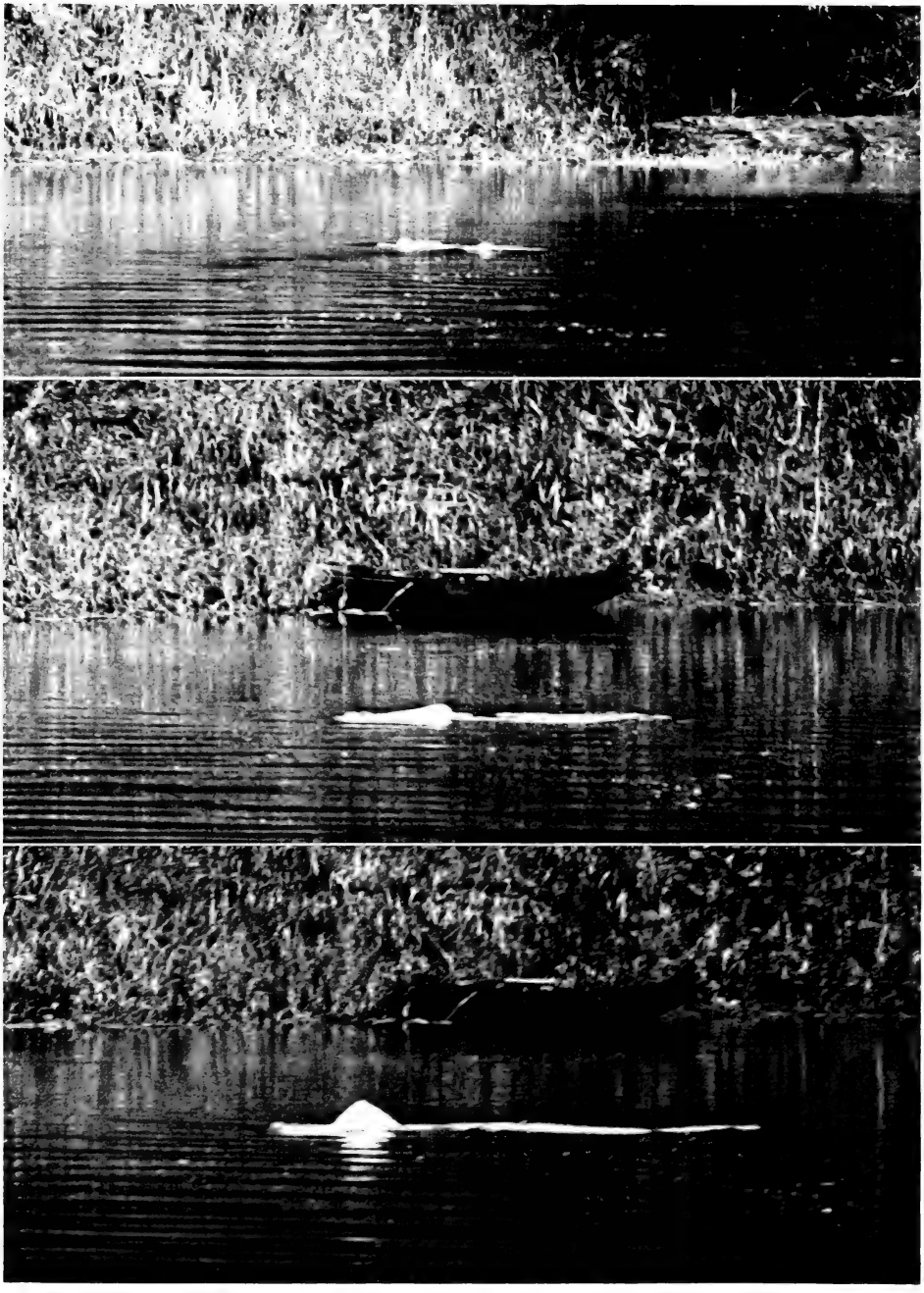


Fig. 11.
Two *Inias* swimming parallel with the beaks out of the water. Rio Ibaré.

Fig. 12.
First stage of diving.

Fig. 13.
Deep diving, probably feeding, with the characteristic curved back. Rio Ibaré (Photo Pilleri, February, 1968).

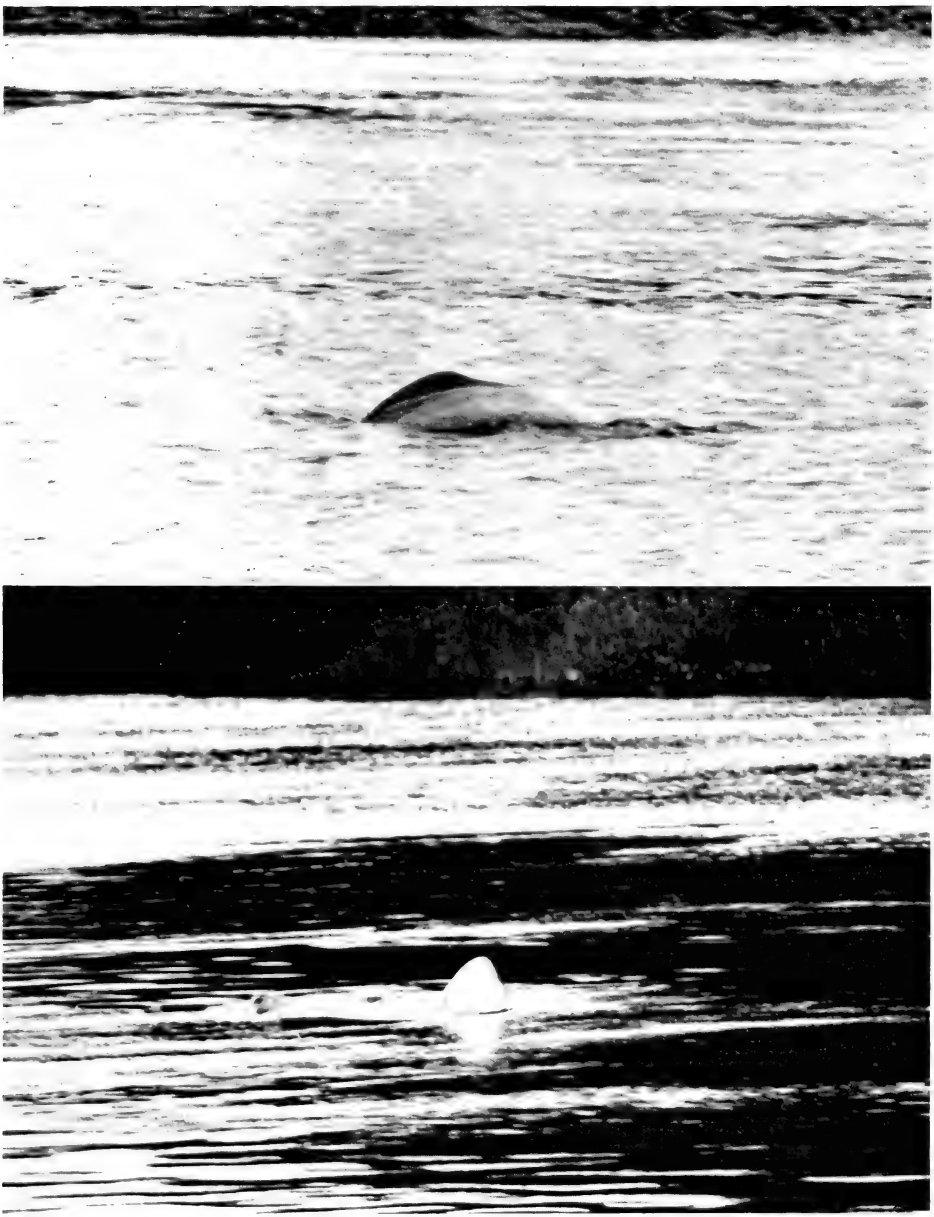


Fig. 14.
Diving *Inia*, normal dive.

Fig. 15.
Deep diving. Rio Ibaré (Photo Pilleri, February, 1968).

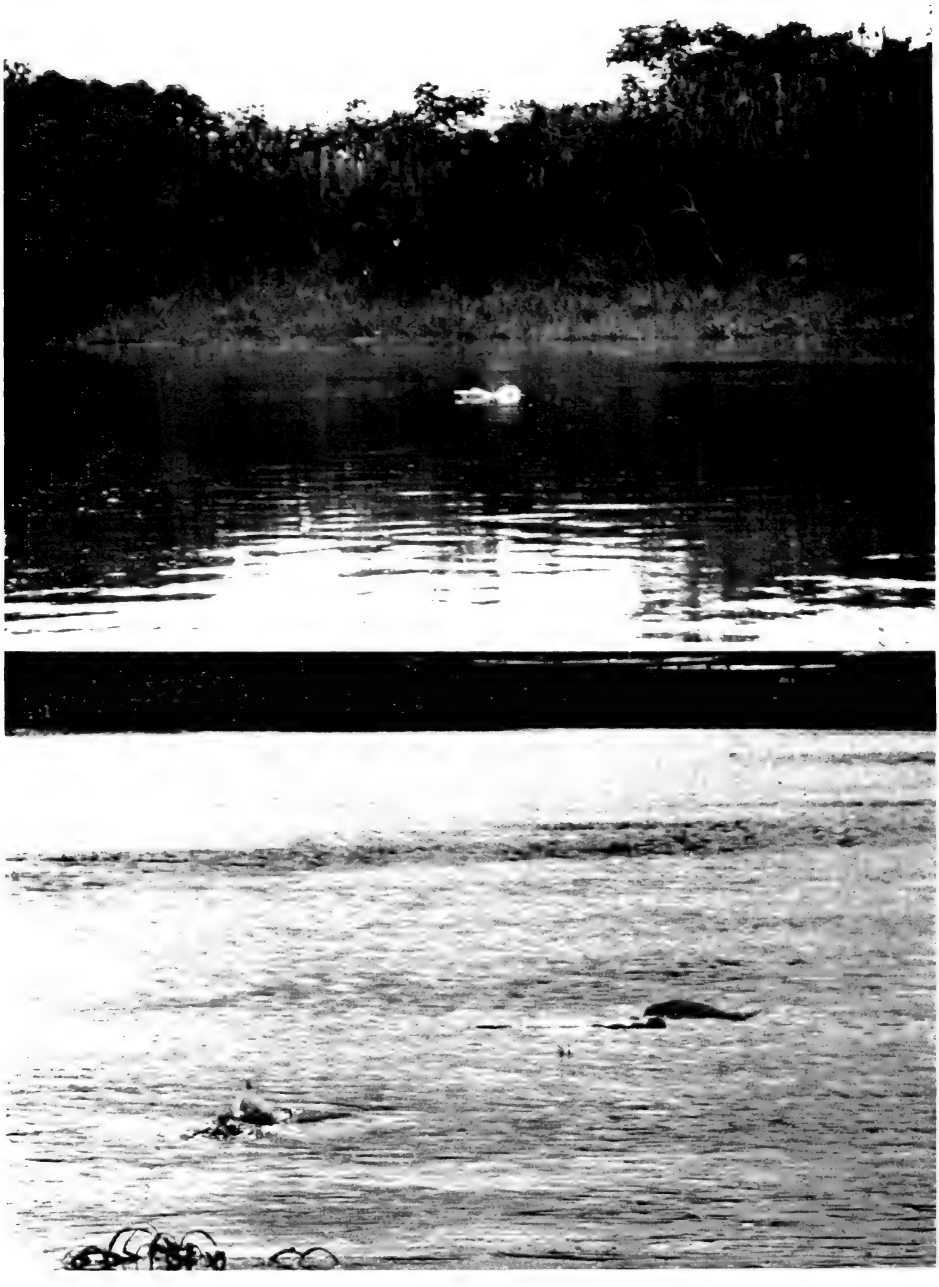


Fig. 16.
Two *Inias*, one the head slanting over the water. Rio Ibaré.

Fig. 17.
Three *Inias* on the surface. Rio Ibaré (Photo Pilleri, February 1968).

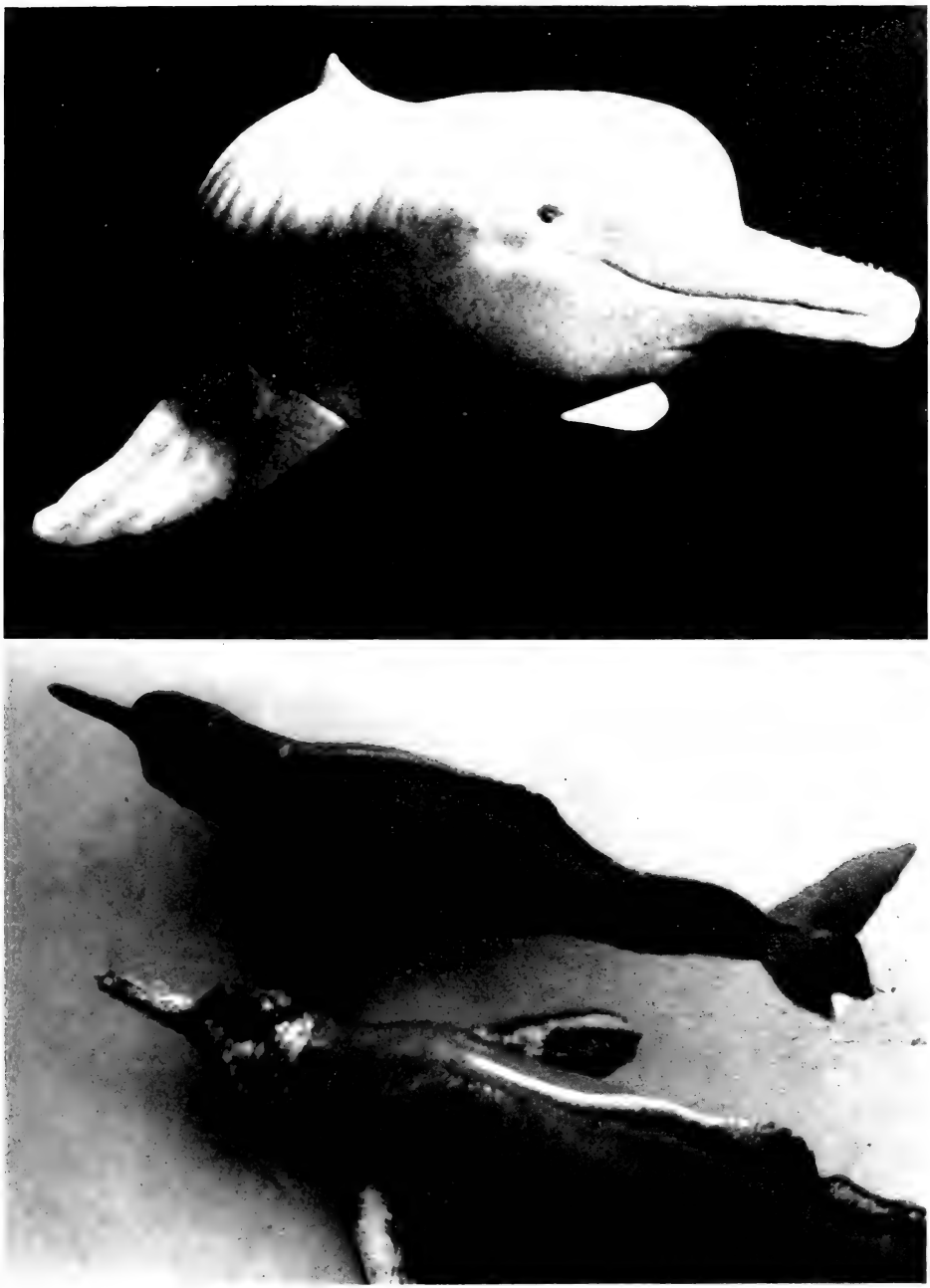


Fig. 18.

Inia geoffrensis in captivity. Steinhart Aquarium, San Francisco, California. Photo Pilleri, February, 1968.

Fig. 19.

Slow swimming *Inia*. Marineland of the Pacific, Los Angeles. (Photo Pilleri, February, 1968.)

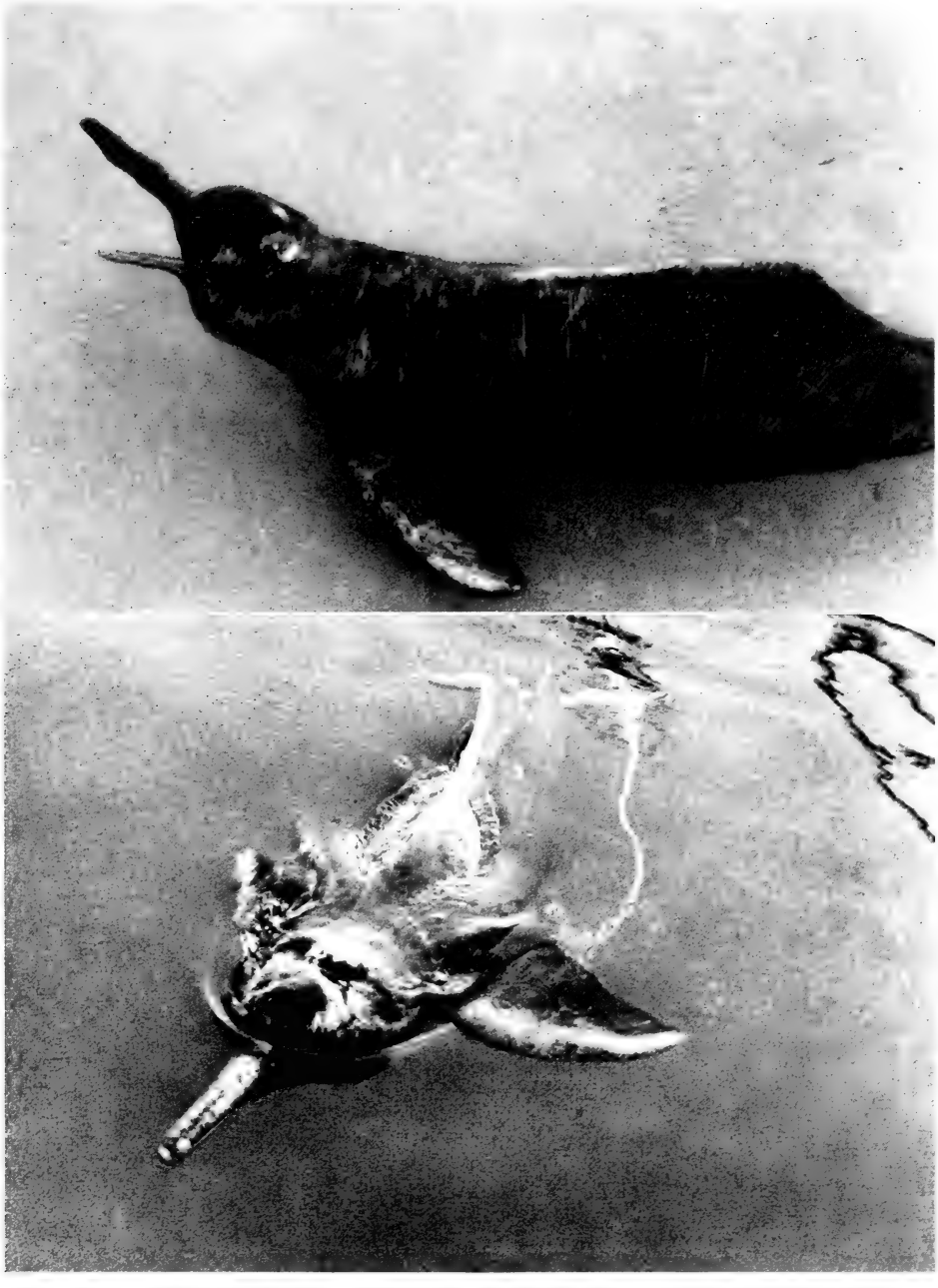


Fig. 20.
Inia with wide open mouth under water. Marineland of the Pacific.

Fig. 21.
Inia spouting. Marineland of the Pacific. (Photo Pilleri, February, 1968.)

Fig. 22, 23.

Inia spouting. Marineland of the Pacific, Los Angeles.
(Photo Pilleri, February, 1968.)

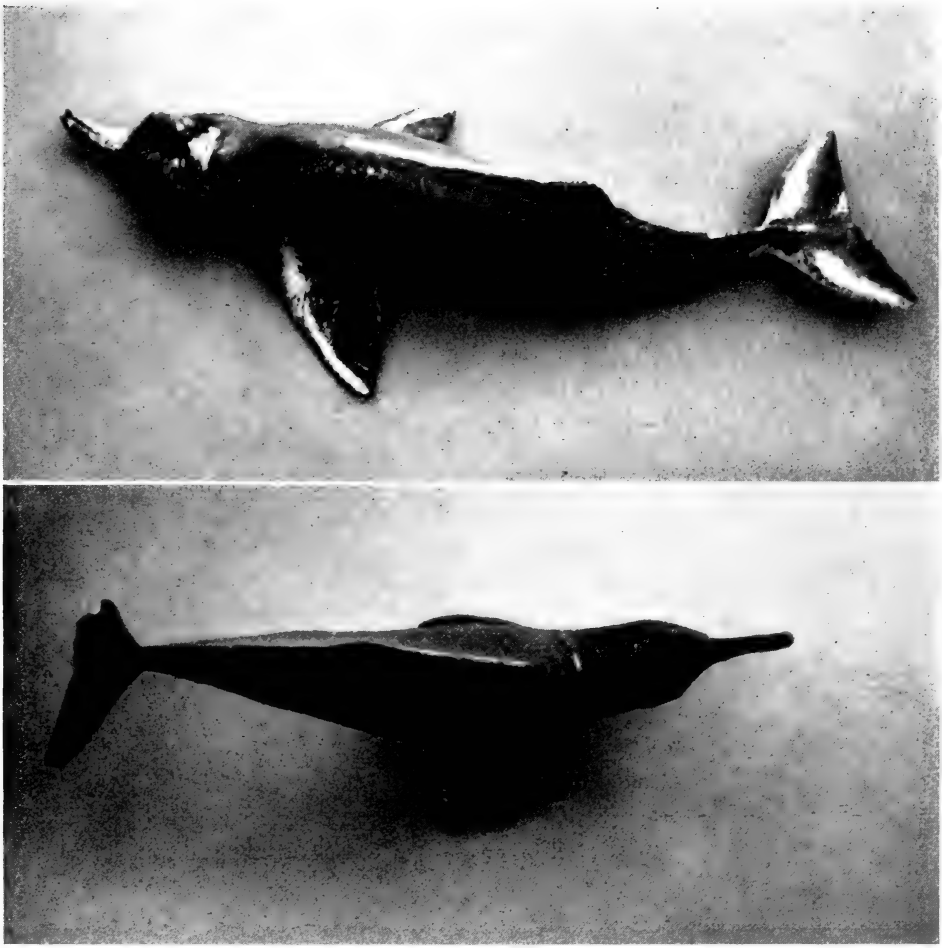


Fig. 24, 25.

Lying motionless on the bottom of the pool (Sleep ?). Marineland of the Pacific, Los Angeles (Photo Pilleri, February, 1968).

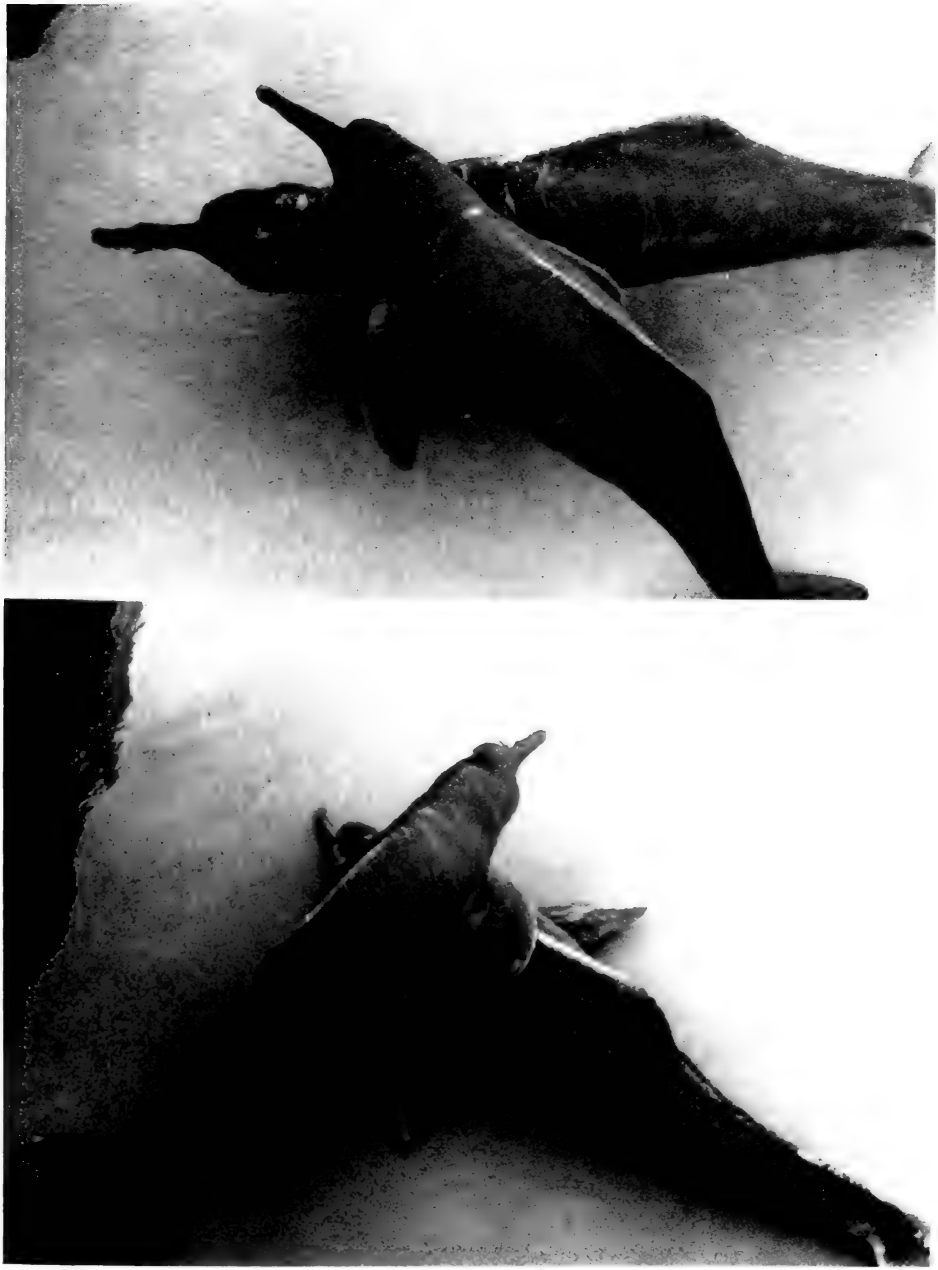


Fig. 26, 27.

Intraspecific behaviour in captivity. Marineland of the Pacific, Los Angeles (Photo Pilleri, February, 1968).

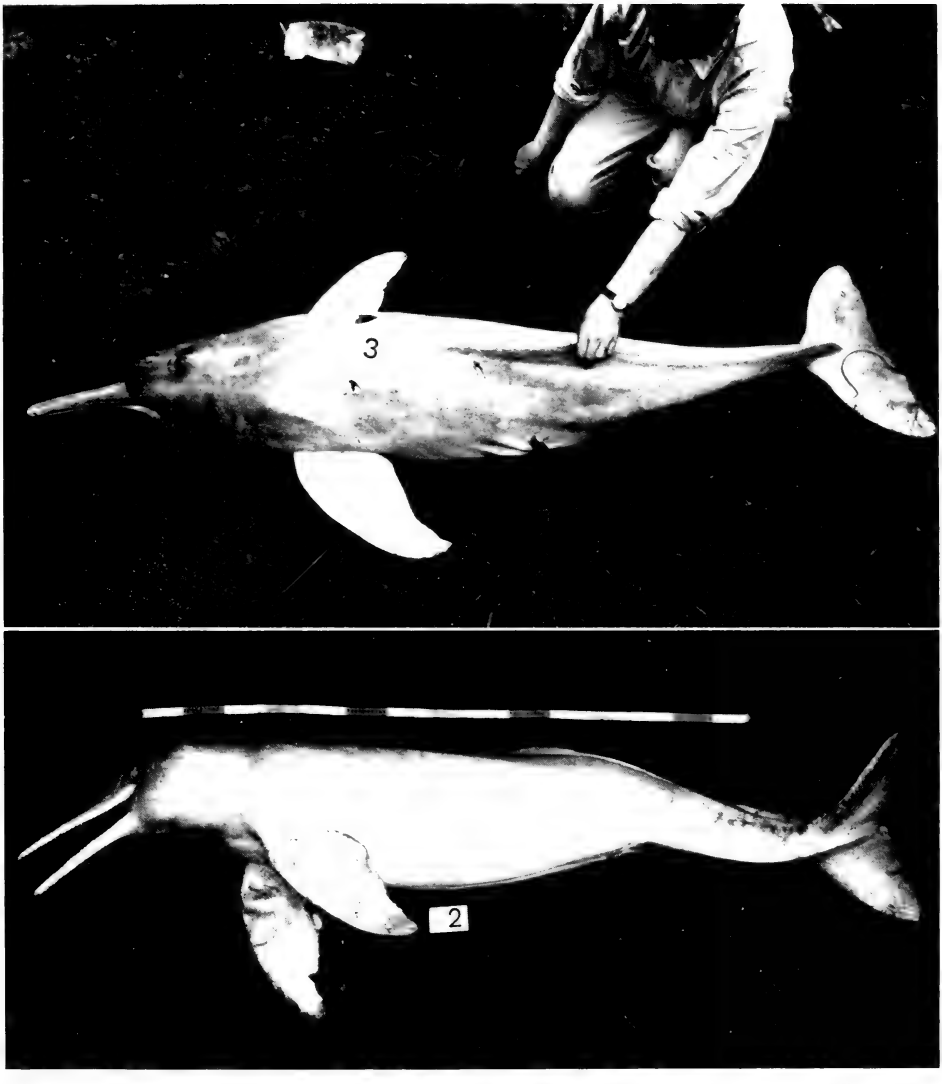


Fig. 28, 29.

Fresh caught *Inias* from the Rio Ibaré. Note the scratches on the tail and flippers of the Animal No. 2 (= 418). (Photo Pilleri, February, 1968.)

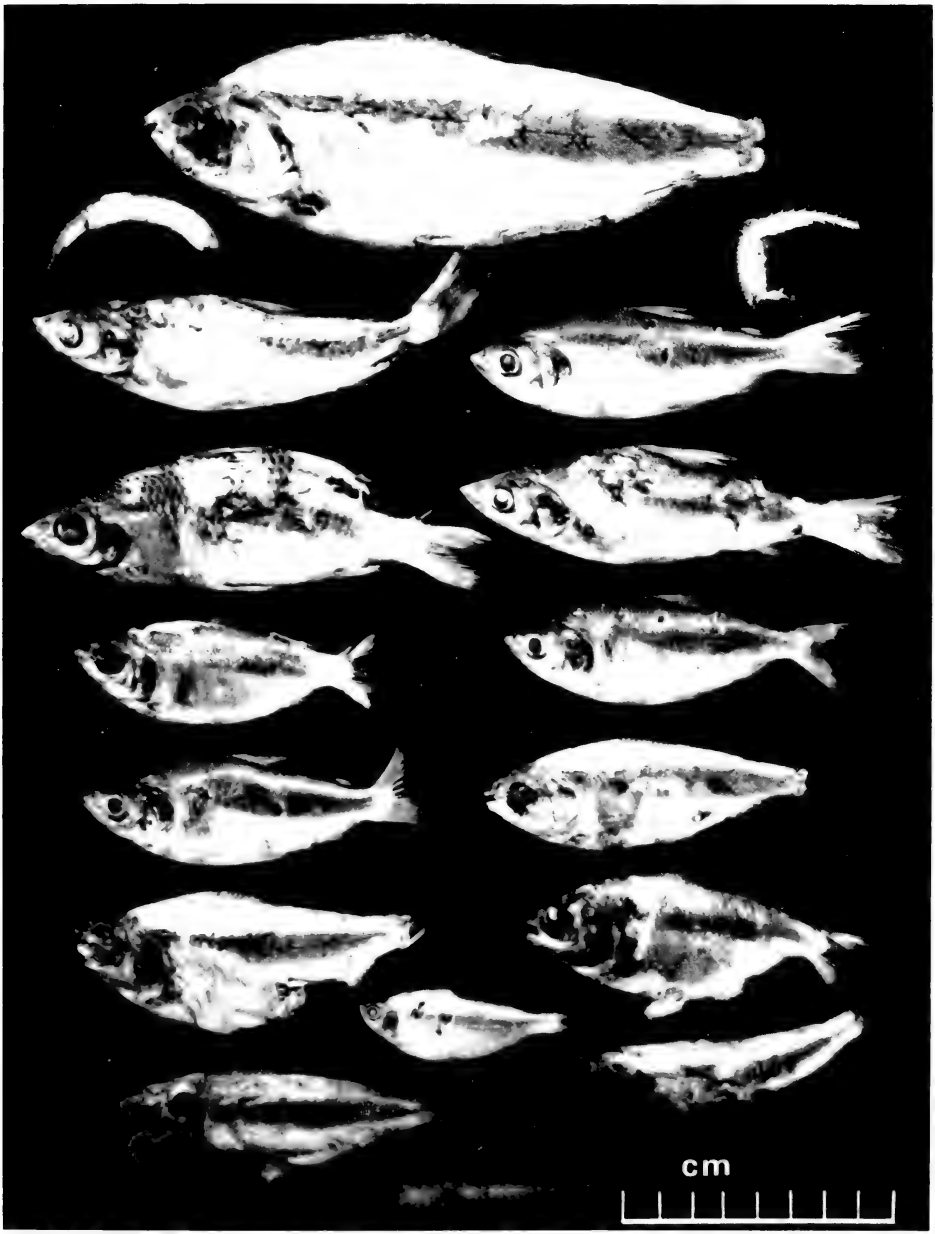


Fig. 30.

Stomach contents of *Inia geoffrensis*, No. 419. As well as fish, two crab legs can be seen.

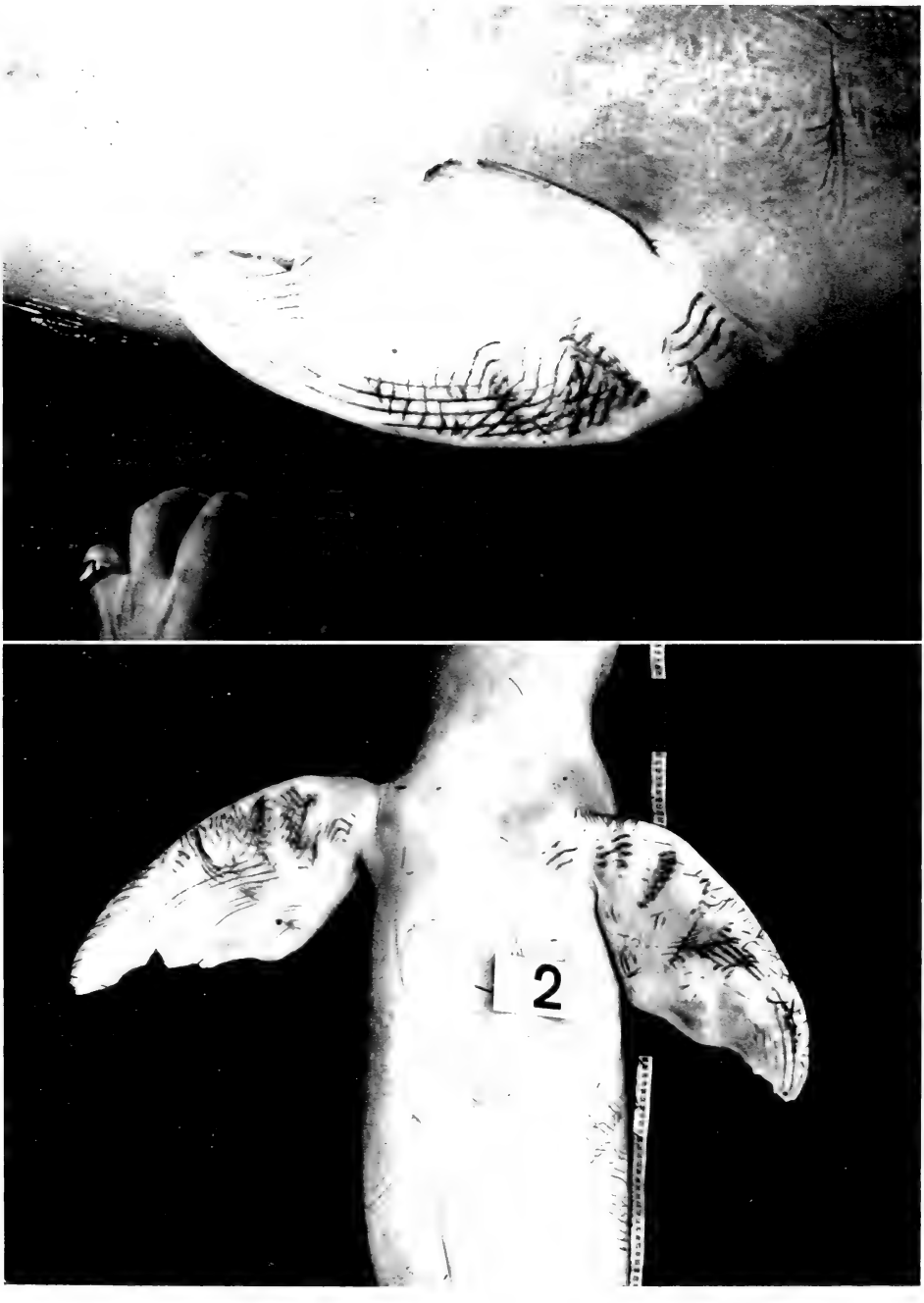


Fig. 31, 32.

Scratches which may have been caused by the teeths of *Inias*. Epimeletic behaviour ?
(Photo Pilleri, February, 1968.)

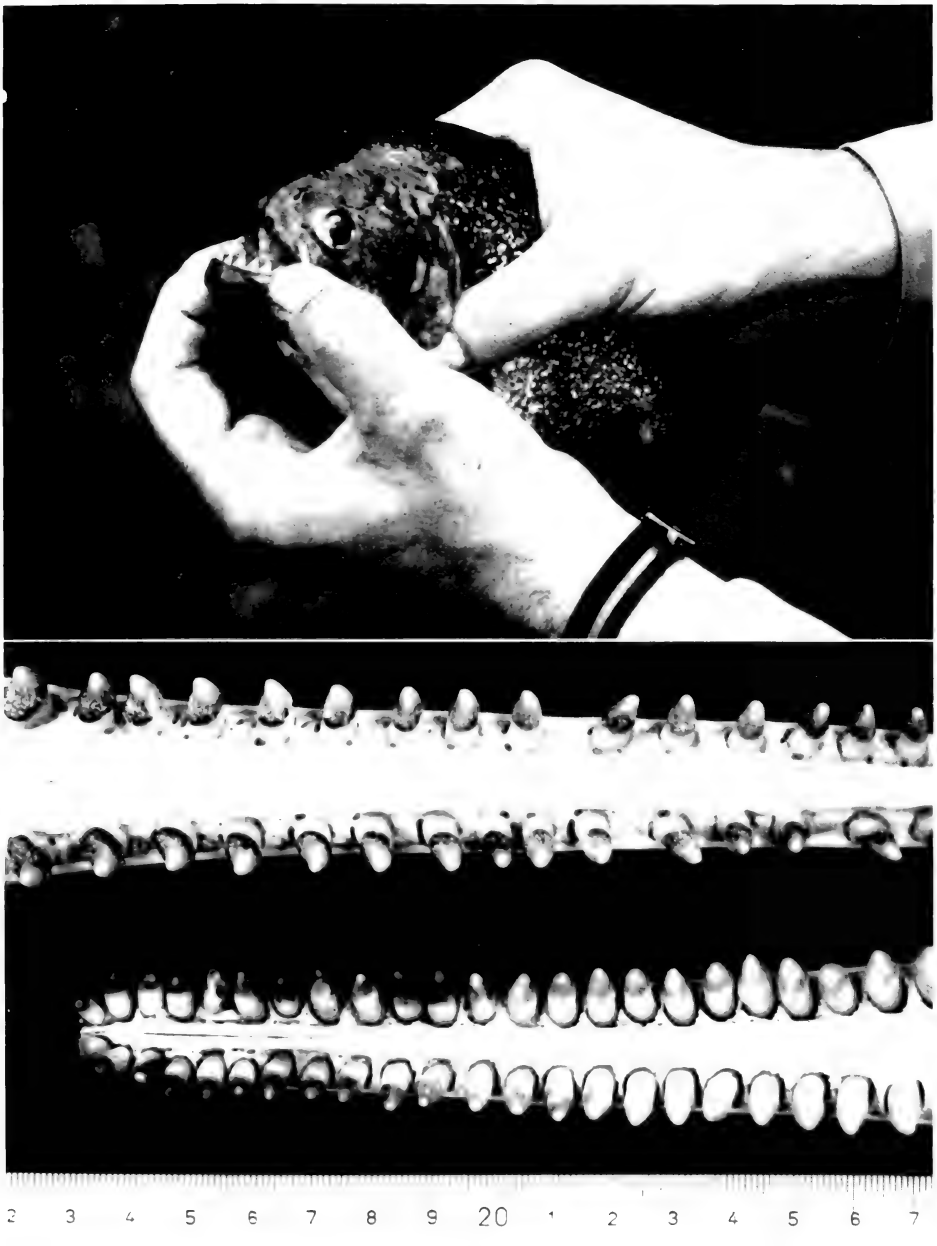


Fig. 33.

Piranha (*Serrasalmus piranha*) caught in the Rio Mamoré lagoon (Beni). (Photo Pilleri, February, 1968.)

Fig. 34.

Lower jaw of *Inia geoffrensis* (young and older animal) from Beni, Bolivia. (From the Collection of the Brain Anatomy Institute, University of Bern.)

Tome 76, nº 5. — Mars 1969

Der Einfluss von Licht und Temperaturschwankungen auf Verhalten und Fekundität des Lärchenwicklers *Zeiraphera diniana* (Gn.)

(Lepidoptera: Tortricidae) [1]

von

Dietrich MEYER

Zürich

Mit 23 Abbildungen und 10 Tabellen

INHALTSVERZEICHNIS

1. Einleitung 95

2. Material und Methoden 96
2.1. Allgemeines 96
2.2. Herkunft der Versuchstiere 96
2.3. Behandlung der Eier 96
2.4. Raupenaufzucht 97
2.5. Haltung der Falter 97
2.5.1. Falterbecher 97
2.5.2. Temperatur, Feuchtigkeit, Licht 100
2.6. Beobachtung der Falter 102
2.7. Termini 103

3. Inventar der Verhaltensweisen 103

[1] Beitrag Nr. 33 der Arbeitsgruppe zur Erforschung der Populationsdynamik des Lärchenwicklers. Direktion Prof. Dr. P. Bovey, Entomologisches Institut der Eidgenössischen Technischen Hochschule, Zürich (Schweiz). Das Projekt wird vom Schweizerischen Nationalfonds finanziell unterstützt.

4. Tageszeitliche Änderungen des Verhaltens unter wechselnden Temperatur- und Lichtbedingungen im Laboratorium 105
4.1. Allgemeines 105
4.2. Resultate 107

5. Einfluss des Lichtes auf das Verhalten 108
5.1. Circadianer Rhythmus der Bewegungsaktivität unter konstanten Lichtbedingungen 108
5.1.1. Dauertag und Dauernacht 108
5.1.2. Dauerdämmerung 108
5.2. Phasenverschiebung der Lichtverhältnisse 108
5.3. Die Bedeutung der Morgendämmerung für den circadianen Rhythmus des Verhaltens 112
5.4. Die Bedeutung der Abenddämmerung für den circadianen Rhythmus des Verhaltens 113
5.5. Wahrnehmung der Abenddämmerung 115
5.6. Zusammenfassung und Diskussion 118

6. Einfluss der Temperatur auf das Verhalten 118
6.1. Einleitung 118
6.2. Temperatursenkungen 119
6.3. Temperaturerhöhungen 121
6.4. Diskussion 123

7. Der circadiane Rhythmus des Schlafes 124

8. Altersbedingte Änderungen des Verhaltens 126

9. Geschlechtsbedingte Verhaltensunterschiede 126

10. Beziehung zwischen Verhalten und Fekundität 129
10.1 Korrelation von Bewegungsaktivität und Fekundität im Laufe des Tages. 129
10.2 Abhängigkeit der Fekundität von der künstlichen Abenddämmerung. 130

11. Diskussion 133
Zusammenfassung 135
Résumé 136
Summary 137

Literatur 138

Ich danke Prof. Dr. P. Bovey für die Überlassung des Dissertationsthemas und für seine wertvolle Hilfe, sowie Prof. Dr. G. Benz für die kritische Durchsicht des Manuskriptes. Dr. W. Baltensweiler half mir freundlicherweise oft bei der Beschaffung von Material, Frl. E. Frei fertigte für mich mikroskopische Präparate

an. Besonders bin ich auch Dr. Spinnler von der Firma Albiswerk in Zürich dankbar für die technische Beratung und leihweise Überlassung eines Infrarot-Beobachtungsgerätes. Die Firma J. Göldi in Rüthi (SG) sandte uns grosszügigerweise kostenlos zahllose, nach unseren Wünschen angefertigte Polystyrolbecher.

1. EINLEITUNG

Der Lärchenwickler, *Zeiraphera diniana* (Gn.) (= *Z. griseana* Hb.), ist einer der bedeutendsten Waldschädlinge in der Schweiz. Die regelmässigen und grossen Schwankungen der Individuenzahl und damit des Schadenausmasses dieser Art wurden ab 1949 erstmals gründlich untersucht (AUER, 1961). Eine Liste der Publikationen über dieses Phänomen des „zyklischen Massenwechsels" findet sich bei BASSAND (1965) und BALTENSWEILER (1968). Eine kausale Begründung der Populationsdichte-Änderung von Jahr zu Jahr ist noch nicht mit Sicherheit möglich. Es existieren verschiedene Vorstellungen über die Zusammenhänge (AUER, 1968; BALTENSWEILER, 1964, 1968; CLARK *et al.*, 1967).

Für die Aufstellung und Überprüfung einer Hypothese, welche das populationsdynamische Geschehen erklären soll, muss man die durchschnittliche Fekundität der Falter einigermassen zuverlässig schätzen können. Es ist aber durch Zuchtversuche unter möglichst freilandähnlichen Bedingungen klar geworden, dass sich die durchschnittliche Fekundität auch unter scheinbar gleichartigen Umständen von Versuch zu Versuch stark ändert (MAKSYMOV, 1959; G. von SALIS, mündl. Mitt., BALTENSWEILER, mündl. Mitt.). Dazu kommen, als weitere Schwierigkeiten bei der Beurteilung der Fekundität, eine grosse Streuung und eine anomale statistische Verteilung innerhalb des einzelnen Versuchs (vgl. Kap. 10). Es schien uns deshalb wichtig, den Ursachen der grossen Streuungen der Fekundität nachzugehen. Es ist zu erwarten, dass die Zahl abgelegter Eier von zahlreichen endogenen und exogenen Faktoren beeinflusst wird (vgl. BENZ, 1969; KÜHNELT, 1965).

Da zwischen der Fekundität einer Tierart und deren Verhalten Zusammenhänge bestehen, war es nötig, etwas über das Verhalten des Lärchenwicklers und dessen Beeinflussbarkeit durch Aussenfaktoren zu erfahren, umso mehr, als Verhaltensbeobachtungen ganz allgemein für das Studium der Ökologie einer Tierart unentbehrlich sind.

Um diesen Fragen nachgehen zu können, musste zuerst eine geeignete Laborzuchtmethode und eine Beobachtungstechnik gefunden werden. Wichtig war dabei, dass die Beobachtungsmethode auch im Freiland unverändert angewendet werden kann. Da Ergebnisse aus dem Laboratorium nicht ohne weiteres auf Freilandbedingungen übertragbar sind, ist deren Überprüfung unter natürlichen Verhältnissen nötig.

Wir beschränken uns im experimentellen Teil der vorliegenden Arbeit darauf, den Einfluss von Licht und Temperaturschwankungen auf das Verhalten und die Fekundität des Lärchenwicklers im Laboratorium zu untersuchen, weil diese Umweltsfaktoren leicht zu kontrollieren sind.

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1. Allgemeines

Um Experimente auszuführen, war es zuerst nötig, eine Zuchtmethode zu finden, die es gestattet, unter künstlichen Bedingungen zu arbeiten. Entsprechende Vorversuche waren bisher fehlgeschlagen. Verschiedene Faktoren erschweren ein solches Unterfangen: Für die Raupen stehen nicht das ganze Jahr junge Lärchenknospen zur Verfügung; die Falter brauchen als Eiablage-Stimulans einen grünen Lärchenzweig (Maksymov, 1959; Benz, 1969). Eine obligatorische embryonale Diapause von mindestens 120 Tagen verhindert eine fortlaufende Weiterzucht (Bassand, 1965). Auch sollte unbedingt ein Laborstamm zur Verfügung stehen, damit man nicht mehr auf Freilandtiere angewiesen ist; doch machte W. Baltensweiler (mündl. Mitt.) die Erfahrung, dass ein solcher Stamm in der 5. Generation fast ausstirbt, was die Vermutung nahelegt, in der natürlichen Population seien zahlreiche Letal-, Semiletal- und Subvitalfaktoren (Hadorn, 1955) vorhanden, die sich bei Inzucht entsprechend auswirken.

2.2. Herkunft der Versuchstiere

1965 wurden Tiere verwendet, die als Raupen im zweiten bis vierten Stadium in den Gebieten Zuoz (GR) und Tweng (Lungau, Österreich) gesammelt worden waren. 1966 verwendeten wir die Nachkommen (F_1 und F_2) der im Vorjahr benutzten Tiere, sowie Nachkommen von Faltern aus Celerina (GR). 1967 züchteten wir die F_1 von 1966 in Tweng gesammelten Tieren sowie die Nachkommen aus den Vorjahresversuchen. Alle verwendeten Versuchstiere stammen demnach aus Gebieten, wo ein ausgeprägter „zyklischer Massenwechsel" des Lärchenwicklers beobachtet wird, das heisst aus Höhenlagen zwischen etwa 1600 bis 2100 m.ü.M. (Auer, 1961). Die Freilandtiere wurden in Jahren der Populationsdichte-Maxima oder beginnender Regression gesammelt.

2.3. Behandlung der Eier

Frisch abgelegte Eier sind weisslich-gelb und undurchsichtig. Nach etwa einer Woche bei 18° C werden die entwicklungsfähigen Eier schmutzig gelborange, die nicht entwicklungsfähigen dagegen behalten ihre helle, weisse oder zitronengelbe Farbe und werden durchsichtig. Allerdings entwickeln sich manchmal auch in normal aussehenden Eiern die Embryonen nicht bis zur Schlüpfreife.

Die Embryonen gehen bei Zimmertemperatur rasch in eine obligatorische Diapause. Erst eine Inkubation bei +2° C während etwa 150 Tagen macht sie wieder entwicklungsfähig (BASSAND, 1965). So behandelte Eier werden in kleinen Glasröhrchen mit Polyäthylenzapfen bei Zimmertemperatur zur Weiterentwicklung gebracht. Je nach Dauer der Kälteinkubation schlüpfen dann die Räupchen 6 bis 10 Tage später. Das Brechen der Diapause mit Hilfe von Temperaturschocks oder Behandlung mit Xylol und Chlorkalk (vgl. WIESMANN, 1937) ist uns bis jetzt nicht gelungen.

2.4. RAUPENZUCHT

Die frischgeschlüpften Raupen werden mit einem feuchten Kamelhaarpinsel bei ihrer Wanderung zu einer Lichtquelle abgefangen und je 10 Larven in ein Pillengläschen (18 × 40 mm) gebracht, das bereits 15 junge Lärchenknospen enthält. Nach dem Verschliessen mit einem fein perforierten Polyäthylenzapfen kommt das Glas so zu liegen, dass die Raupen dem Licht und damit den Trieben zu wandern. Anschliessend lässt man die Zuchten bei genügend hoher Feuchtigkeit (70—80%) 5 Tage liegen. Die Raupen haben auf diese Weise Gelegenheit, in die schwach geöffneten Knospen einzudringen, wo sie sich in unmittelbarer Nähe des Vegetationskegels zum Fressen einrichten. Später werden der Inhalt der Pillengläschen in einen fein perforierten Polystyrolbecher von 200 ml Fassungsvermögen geschüttet und frische Knospen dazugegeben, in welche die Raupen mit der Zeit übersiedeln, wenn die alten vertrocknen. Jeden Tag wird kontrolliert, ob genügend geeignetes Futter da ist. Je grösser die Larven sind, desto grösser und weiter entwickelt dürfen auch die Nadelbüschel sein (MAKSYMOV, 1959). Wenn die Raupen ausgewachsen (dunkel gefärbt) sind, lesen wir sie heraus und setzen sie in einen frischen Becher. Dort fertigen sie den Puppencocon im Nadelstreu an. Die Entwicklungszeit von der frisch geschlüpften Raupe bis zur Verpuppung beträgt bei 18° C etwa vier Wochen.

Die Puppen können aus den Cocons befreit, ihr Geschlecht bestimmt und einzeln in Pillengläser gegeben werden. Auch hier ist eine genügend hohe Feuchtigkeit (70—80%) wichtig (MAKSYMOV, 1959). Die beschriebene Methode wurde von MAKSYMOV (1959) und P. ALTWEGG (mündl. Mitt.) übernommen. P. ALTWEGG (in Vorbereitung) entwickelte ausserdem ein künstliches Nährmedium, das wir ebenfalls verwendeten.

2.5. HALTUNG DER FALTER

2.5.1. Falterbecher. Die Falter schlüpfen bei 18° C nach einer Puppenzeit von etwa 14 Tagen (MAKSYMOV, 1959), die Männchen durchschnittlich 2 Tage früher als die Weibchen.

Zur Haltung und Beobachtung der Falter verwenden wir durchsichtige Polystyrolbecher mit 200 ml Inhalt (Abb. 1). Diese werden mit einem grünen Lärchenzweig versehen, der für die Stimulierung der Eiablage nötig ist. Eine geeignete Zusatzvorrichtung sorgt dafür, dass der Zweig im Wasser steht.

In den ersten Versuchen wurde eine befriedigende Eiablage dadurch erreicht, dass wir den Faltern natürliche Eiablageorte, nämlich von der Flechte *Parmelia*

ABB. 1.

Falterbecher. Jedes Gefäss enthält ein Falterpaar.

aspidota Ach. überzogene Aststücke, boten (NAEGELI, 1929). Diese machen aber das Ablesen und Zählen der Eier schwierig. Später verwendeten wir die von P. ALTWEGG (in Vorbereitung) entwickelten Löschpapierspiralen mit gutem Erfolg. Ein fortlaufendes Auszählen sämtlicher abgelegter Eier während der Falterbeobachtungen ist dagegen mit Löschpapier-Streifen (70 × 12 mm) möglich (Abb. 2). Diese werden mit Hilfe von Doppelklebeband auf der Becherinnenseite so befestigt, dass sie jederzeit auswechselbar sind. Durch Aufbiegen der Streifenränder entstehen Spalten, die mit den natürlichen Eiablageorten in Grösse, Tiefe und Oberflächenbeschaffenheit ungefähr übereinstimmen. Die eine Seite ist glatt, die andere rauh, wie das auch bei *Parmelia aspidota* der Fall ist (P. ALTWEGG, in Vorbereitung).

Die Zugabe einer 10-prozentigen Zuckerlösung erhöht nach MAKSYMOV (1959) die Fekundität. Wir bieten es den Faltern in einem Glasröhrchen mit Schaumgummizapfen an. Steckt man das Röhrchen verkehrt in ein Loch des

ABB. 2.

Weibchen bei der Eiablage.
Der Ovipositor wird zwischen die durchsichtige Wand des Falterbechers und dem aufgeklebten Ablagestreifen geschoben.

Becherdeckels, so ist es jederzeit leicht auswechselbar, dafür besteht die Gefahr des Auslaufens. Die Anordnung der Becher mit Hilfe eines Gestells im Baukastenprinzip (Abb. 3) erwies sich für Beobachtungen als zweckmässig.

Manipulationen am geöffneten Zuchtbecher werden erleichtert, wenn dieser von unten beleuchtet wird (Leuchttisch); die ausgeprägte positive Phototaxis

der Falter bei Störungen verhindert ihr Entweichen (P. ALTWEGG, mündl. Mitt.).

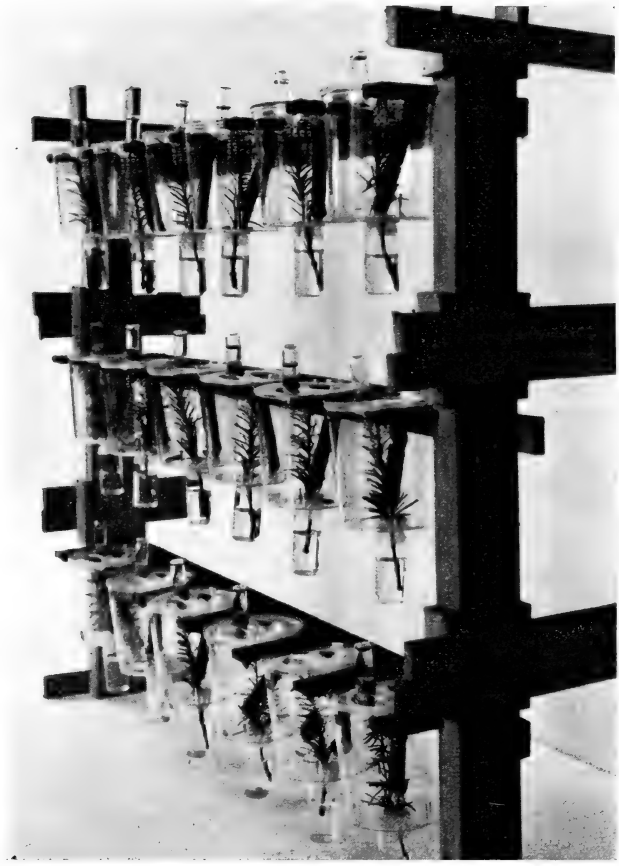


ABB. 3.

Gestell im Baukastenprinzip zur übersichtlichen Anordnung der Falterbecher für Beobachtungen.

2.5.2. Temperatur, Feuchtigkeit, Licht. Als Zuchtraum stand uns eine Klimakammer mit regelbarer Temperatur und Feuchtigkeit zur Verfügung. Die Luft wird mittels Gebläse dauernd so umgewälzt, dass überall in der Kammer praktisch die gleichen Bedingungen herrschen. Zusätzlich erlaubt ein Steuersystem das Einstellen eines Programms, bei dem sich Temperatur und Feuchtigkeit in bestimmten Bereichen während eines Tages nach Wunsch laufend ändern.

Leider liessen sich Temperatur und Feuchtigkeit nicht immer innerhalb der gewünschten Grenzen (Temperaturabweichung bei 18° ± 0,1° C, Feuchtigkeitsabweichung bei 70% ± 5%) halten, was sich, wie gezeigt werden soll, in einigen Versuchen störend auswirken kann. Das Temperaturoptimum bei konstanter Temperatur ist nach unseren Erfahrungen 17° ± 1° C. Wie sich aber herausgestellt hat, schwankt die Fekundität von Population zu Population und von Jahr zu Jahr stark, trotz möglichst konstanten Zuchtbedingungen. Jede Aussage über Optimalbedingungen ist damit vorläufig fragwürdig.

Das Feuchtigkeitsoptimum ist nicht bekannt. Mit 70 ± 10% sowie gelegentlicher Besprühung der Zuchtbecher mit destilliertem Wasser aus einem Zerstäuber machten wir jedoch gute Erfahrungen.

Als künstliches Tageslicht verwenden wir Fluoreszenzröhren Osram 32 oder Sylvania Gro-lux. Letztere scheinen die Lebensdauer des grünen Lärchenzweiges zu verlängern. Vier Röhren à 20 Watt sind jeweils zu einer Beleuchtungseinheit zusammengefasst und beleuchten die Beobachtungsbecher von schräg oben oder hinten mit 30 cm Abstand. Hier nicht wiedergegebene Versuche mit Tageslängen von 8 und 13½ Stunden zeigten, dass die Tageslänge auf die Fekundität keinen feststellbaren Einfluss hat, worauf wir uns für alle Versuche, aus methodischen Gründen, auf eine Tageslichtdauer von 8 Stunden festlegten.

Wir verwendeten für die Falter als Dämmerungs- und Nachttiere in Klimakammern eine künstliche Abenddämmerung. Wir konstruierten ein „Dämmerungsgerät", das automatisch das Aus- und Einschalten des Tageslichts über fünf verschieden helle Dämmerlicht-Stufen besorgt. Es schafft eine künstliche Abend- und Morgendämmerung von je 85 Minuten. Eine Stufe dauert also 17 Minuten. Es arbeitet mit Hilfe einer Schaltuhr, einem Verzögerungsrelais, einem Synchronmotor (1 Achsenumdrehung/3 Stunden) und 7 Steuerscheiben auf der Motorachse, welche Mikroschalter betätigen.

Die Bestückung der einzelnen Dämmerstufen mit Glühlampen ist aus Tab. 1 ersichtlich. Zur Messung der Beleuchtungsstärke der einzelnen Stufen an dem der Lichtquelle nächstgelegenen und am weitesten entfernten Falterbecher benützten wir ein Lux-Meter der Firma Weka AG Wetzikon, das mit einer Glühlampe 100 W und einem Graukarton geeicht worden war. Zum Vergleich sind die Werte, die bei der natürlichen Dämmerung im August theoretisch auftreten, in Tab. 2 zusammengestellt.

Für andere Methoden, künstliche Dämmerung zu schaffen, verweisen wir auf die Arbeiten von BELTON *et al.* (1967), BRENNAN *et al.* (1953), LEVIN *et al.* (1958), RUSS (1966).

Die mit Hilfe der oben beschriebenen Zuchtmethode erhaltenen Fekunditäten sind zufriedenstellend und mit den unter Freilandbedingungen erhaltenen Höchstwerten vergleichbar (Zuchtmethode nach MAKSYMOV, 1959; Fekunditätswerte in verschiedenen Jahren in BALTENSWEILER, 1968).

TABELLE 1

Bestückung der einzelnen Dämmerstufen mit Glühlampen [1]

	Anzahl Glühlampen	Wattzahlen (W) Spannung (V)	Gesamtzahl Watt	Beleuchtungsstärke, Lux (Extremwerte)
6. Stufe (Tageslicht)	20 Fluoreszenz-röhren	20 W (220 V)	400	2600 —3000
5. Stufe	4 4 2	1 W (7 V) 7 W (220 V) 25 W (220 V)	82	20 — 130
4. Stufe	4 4	1 W (7 V) 7 W (220 V)	32	8,5— 47
3. Stufe	4	1 W (7 V)	4	1,2— 7,3
2. Stufe	2	1 W (7 V)	2	0,6— 3,6
1. Stufe	1	1 W (7 V)	1	0,3— 1,8

[1] Zeitdauer jeder Stufe 17 Min., ausgenommen 6. Stufe.

TABELLE 2

Theoretische Lichtintensitäten im Laufe der natürlichen Abenddämmerung am 1. August auf dem 47. N Breitengrad

Nach LEWIS und TAYLOR, 1965; BECK, 1968

	Sonnenhöhe		Beleuchtungsstärke Lux	Dauer	
	bei Beginn	am Ende		Std.	Min.
Bürgerliche Dämmerung	0°	— 6°	395 bis 3,5	—	36
Nautische Dämmerung	0°	— 12°	bis 0,08	1	22
Klare Nacht ohne Mond			$\leqslant$ 0,001	—	—
Klare Nacht mit Vollmond			$\leqslant$ 0,01	—	—

2.6. BEOBACHTUNG DER FALTER

Wir entschlossen uns zur Beobachtung der Falter von Auge. Es sind zwar viele Apparate beschrieben worden, die Bewegungsaktivitäten von Einzeltieren oder ganzen Populationen im Labor automatisch registrieren (vgl. BECK, 1968). Solche Systeme haben den grossen Vorteil, kontinuierlich, quantitativ und auch

bei Dunkelheit zu registrieren. Dem gegenüber steht ihr entscheidender Nachteil, verschiedene Verhaltenselemente gewöhnlich nicht zu unterscheiden und für den Einsatz unter Freilandbedingungen untauglich zu sein.

Nachtbeobachtungen wurden teilweise mit einem Infrarotbeobachtungsgerät Z 00 der Albiswerke Zürich gemacht, oder es wurde hierzu das Licht angedreht (vgl. Kap. 5.1.3.).

2.7. Termini

Die Gesamtzahl der Falterpaare, die gleichzeitig für die Beobachtung zur Verfügung stehen, nennen wir *Paarserie*. Damit wird der Begriff „Population" vermieden, denn es handelt sich nicht um eine Population im ökologischen Sinn, weil die Falter zu Paaren geordnet, die Paare voneinander isoliert und in einem engen Lebensraum eingeschlossen sind.

Die Begriffe Photophase (Lichtzeit), Scotophase (Dunkelzeit), circadianer Rhythmus (Tagesrhythmus) sind bei Beck (1968) definiert. Die Dämmerungszeit wird bei unseren Versuchen nicht zur Photophase gerechnet, sondern immer getrennt von den übrigen Tageszeiten aufgeführt.

3. INVENTAR DER VERHALTENSKOMPONENTEN

Verhaltensprotokolle wurden folgendermassen aufgenommen: Für jeden der 20 bis 80 Falterbecher wurde in einem Durchgang während 4 Sekunden das Verhalten des Weibchens und des mit einem kleinen Flügeleinschnitt markierten Männchens beobachtet und getrennt notiert. Ein Durchgang dauerte 2—5 Minuten.

Die Verhaltensweisen können prinzipiell in drei Gruppen eingeteilt werden:

a) Bewegungen von Ort

1. Laufen
2. Laufen unter Flügelschwirren
3. Fliegen
4. Suchen eines Eiablageplatzes, wobei der Ovipositor die Unterlage abtastet.

Hierzu wären auch Elemente des Paarungsverhaltens zu zählen (vgl. Maksymov, 1959). Solche konnten aber nicht genau erfasst werden, da viele Kopulationen in der Nacht stattfinden und zudem sehr rasch vollzogen werden. Gelegentlich beobachtete rasche Läufe unter heftigen Bewegungen des Abdomens können nicht sicher zum Paarungsverhalten gerechnet werden (vgl. auch Blest, 1960). Die Frage, ob Sexualduftstoffe beim Paarungsverhalten im Zuchtbecher eine Rolle spielen, ist offen.

b) Bewegungen an Ort

1. Bewegung der Antennen
2. Anheben der Flügel
3. Saugen (Rüssel entrollt)
4. Putzen (Kopf, Antennen, Vorderbeine)
5. Eiablage (dabei ist der Ovipositor nach vorne gerichtet und in einer Spalte der Unterlage versenkt), Abb. 2.

c) im weiteren wurde protokolliert

1. Stellung der Antennen (ganz auf die Vorderflügel zurückgelegt, schräg nach hinten abstehend oder seitlich abstehend).
2. Paare in Kopula
3. Haltung der Vorderflügel am ruhenden Tier (der rechte liegt über dem linken oder umgekehrt).
4. Adaptationszustand der Augen (grau, schwarz oder leuchtend) (vgl. EDWARDS, 1964a).

Zur Bewertung der Bewegungsaktivität der Paarserien erhielt jeder Falter 2 Punkte, der sich während der 4 Beobachtungssekunden einmal von Ort bewegte (z.B. flog) und 1 Punkt, wenn er sich an Ort bewegte (sich z.B. putzte). Zur Berechnung der Prozentwerte bezogen auf die ganze Paarserie (= relative Aktivität) wurde der Fall, wo sämtliche Falter 2 Punkte erhielten, als 100% angenommen.

Zur Berechnung der Eiablageaktivität der Paarserie erhielt jedes Weibchen 2 Punkte, das innert der 4 Beobachtungssekunden den Ovipositor in Ablagestellung hielt (Abb. 2) und jedes Weibchen 1 Punkt, das mit dem Ovipositor die Unterlage abtastete. Die Berechnung des Prozentwertes geschah analog dem oben beschriebenen Fall. Man beachte, dass der Begriff der "Eiablageaktivität" unabhängig davon verwendet wird, ob tatsächlich Eier abgelegt werden oder nicht.

Die Fühlerstellung wurde so bewertet, dass jeder Falter 2 Punkte erhielt, dessen Fühler seitlich abstanden und jeder Falter 1 Punkt, dessen Fühler schräg nach hinten standen. Falter, deren Fühler ganz auf die Flügel gelegt waren, bekamen keinen Punkt. Wir errechneten den Prozentwert bezogen auf die Gesamtzahl der beobachteten Falter analog zu den obigen Fällen. Eine Antennenstellung von 100% hat demnach diejenige Paarserie, bei welcher sämtliche Falter seitwärts abstehende Antennen aufweisen, das heisst, deren Antennen in „Wachstellung" sind (vgl. Kap. 7).

Die Anzahl der kopulierenden Paare wurde zur Gesamtzahl der beobachteten Paare in Beziehung gesetzt.

Alle im folgenden dargestellten Ergebnisse gelten demnach nie für das Einzelindividuum, da Prozentzahlen gebildet werden. Vielmehr beziehen sie sich auf die Paarserie. Andererseits darf das Verhalten einer Paarserie auch nicht mit dem Verhalten einer Population gleichgesetzt werden.

4. TAGESZEITLICHE ÄNDERUNGEN DES VERHALTENS UNTER WECHSELNDEN TEMPERATUR- UND LICHTBEDINGUNGEN IM LABORATORIUM

4.1. Allgemeines

Beobachtungen über das Verhalten der Lärchenwickler-Falter in der Natur liegen schon lange vor. Neuere Beschreibungen von Massenflügen sind bei Maksymov (1959) und Burmann (1965) zu finden. Über das tageszeitlich unterschiedliche Auftreten von Falterflügen berichteten Thomann (1929), Naegeli (1929) und Maksymov (1959). Letzterer stellt fest, dass Falterflüge im Freiland besonders in der Dämmerung, aber auch schon am Nachmittag und in der Nacht stattfinden. Der Falterflug ist nachts sehr temperaturabhängig, hört aber erst unter 6° C ganz auf (Maksymov, 1959). Das Geschlechtsverhältnis der fliegenden Tiere ist sehr wahrscheinlich je nach Tageszeit verschieden, obwohl dafür keine eindeutigen Zahlen vorliegen; insbesondere sind Fanglampenergebnisse während der Nacht mit Vorsicht zu interpretieren (Maksymov, 1959; Edwards, 1962; Savary *et al.*, 1957).

Kopulationen und Eiablagen werden nach Maksymov (1959) unter Freilandverhältnissen ebenfalls besonders vom späteren Nachmittag an bis in die Nacht hinein beobachtet.

Ein erster Versuch im Laboratorium sollte zeigen, ob gleiche tageszeitliche Änderungen des Verhaltens gefunden werden.

4.2. Resultate

Dank einem Programmgeber der Firma Sauter ist es möglich, die Temperatur der Klimakammern im Laufe des Tages kontinuierlich zu ändern. Wir wählten ein Tagesprogramm mit einem Minimum von 6° C nachts um 02.00 Uhr (in der Natur etwa um 05.00 Uhr) und einem Maximum von 19° C um 14.00 Uhr (Abb. 4). Die Photophase ist mit 8 Stunden im Vergleich zu Freilandbedingungen sehr kurz gewählt worden (vgl. Kap. 2.5.2.).

In der Abb. 4 sind so erhaltene Werte aus verschiedenen Beobachtungstagen, aber von der gleichen Paarserie, eingetragen. Dieses Verfahren verhindert, dass Altersveränderungen im Verhalten unberücksichtigt bleiben (alle Falter einer Paarserie waren jeweils gleich alt).

Die Fekundität der während ihres ganzen Lebens unter diesen Bedingungen gehaltenen Falter fiel zufriedenstellend aus (Durchschnitt von 35 Weibchen: 99,8 Eier pro Weibchen, Extreme 0 und 251). Die meisten dieser Eier waren befruchtet und entwicklungsfähig. Die Frage nach den optimalen Zuchtbedingungen ist damit allerdings nicht beantwortet (vgl. Kap. 2.5.).

Statistische Prüfung zu Abb. 4: Der χ^2-Test für die absoluten Werte zeigt, dass die Unterschiede zwischen den Werten während der Photophase, der Abenddämmerung und der Scotophase statistisch gesichert sind ($P < 0{,}01$).

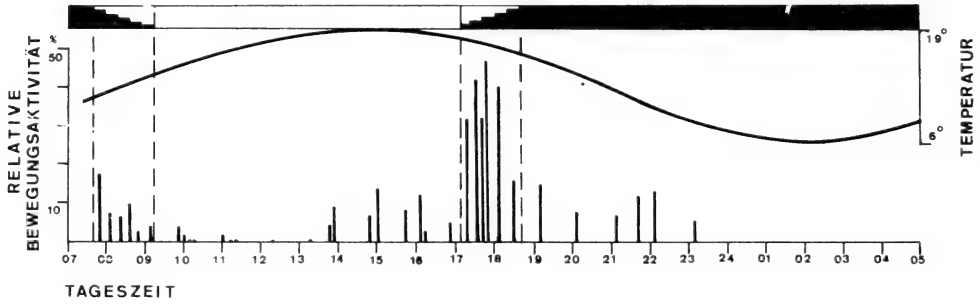


ABB. 4.

Bewegungsaktivität einer Serie von 26 Falterpaaren im Laufe des Tages bei wechselnden Licht- und Temperaturverhältnissen. Es fehlen Werte zwischen 24 Uhr und der Morgendämmerung.

Die Ergebnisse der Versuche sind demnach:

1. Die Bewegungsaktivität einer Paarserie weist unter künstlichen Umweltsbedingungen einen circadianen Rhythmus auf. Das Maximum der Aktivität ist während der Abenddämmerung, das Minimum in der ersten Hälfte der Photophase zu beobachten. Die in Abb. 4 feststellbaren Nebenmaxima zu Beginn der Morgendämmerung und in der zweiten Hälfte der Photophase sind nicht auf Reproduzierbarkeit geprüft worden.

2. Die Ergebnisse stimmen im allgemeinen mit denjenigen von Freilandbeobachtungen überein. Allerdings berichtet MAKSYMOV (1959), dass Flugaktivität im Freiland schon ab Mittag zu beobachten ist. Dieser Befund deckt sich nicht mit den unsrigen. Es ist aber zu berücksichtigen, dass unsere Beobachtungen an Paarserien und nicht an Populationen im ökologischen Sinne gemacht wurden. Deshalb ist nicht in jedem Falle eine Übereinstimmung der Ergebnisse mit denjenigen von Freilandbeobachtungen zu erwarten (vgl. Kap. 9).

5. DER EINFLUSS DES LICHTES AUF DAS VERHALTEN

Im Kapitel 4.2. wurde gezeigt, dass sich die Bewegungsaktivität der Falter im Laufe des Tages bei wechselnden Licht- und Temperaturbedingungen stark ändert. Um eine erste Antwort zur Frage der Bedeutung des Lichtes für den Wechsel der Bewegungsaktivität zu erhalten, setzten wir neue Paarserien konstanter Temperatur, aber tageszeitlich wechselnden Lichtbedingungen aus. Die Ergebnisse sind in Abb. 5 dargestellt. Es wurden wiederum Werte von verschiedenen Beobachtungstagen, aber von der gleichen Paarserie kombiniert, um den Einfluss von altersbedingten Unterschieden des Verhaltens auf das Resultat auszuschalten.

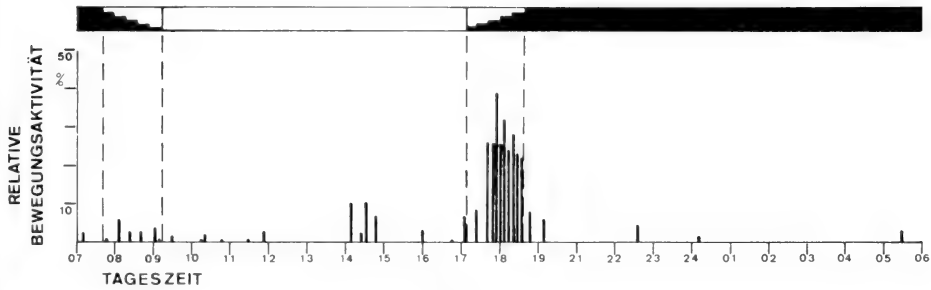


ABB. 5.

Bewegungsaktivität einer Serie von 28 Paaren im Laufe des Tages bei wechselnden Lichtverhältnissen und konstanter Temperatur (16,5 ± 0,5° C). Es fehlen Werte in der Zeit zwischen 24.15 und 05.30 Uhr.

Der χ^2-Test zeigt, dass sich die Unterschiede der Werte während der Photophase vor 12 Uhr, der Abenddämmerung und der Scotophase statistisch gesichert unterscheiden ($P < 0{,}01$). Dagegen sind die Werte der Photophase nach 12 Uhr und diejenigen der Scotophase statistisch nicht gesichert voneinander verschieden. Damit ist gezeigt, dass der circadiane Rhythmus der Bewegungsaktivität trotz Konstanthaltung der Temperatur erhalten bleibt. Die in der Abb. 5 feststellbaren Nebenmaxima der Bewegungsaktivität sind nicht auf Reproduzierbarkeit geprüft worden.

Durch Konstanthalten sowie Phasenverschiebungen der Lichtverhältnisse soll im folgenden der Einfluss des Lichtes auf das Verhalten und besonders auf dessen circadianen Rhythmus geprüft werden. Im weiteren interessiert uns, ob die Dämmerung an der Lichtintensität selbst oder an der Veränderung der Lichtintensität erkannt wird.

5.1. Circadianer Rhythmus der Bewegungsaktivität unter konstanten Lichtbedingungen

5.1.1. Dauertag und Dauernacht. Die Bewegungsaktivität und Antennenstellung einer Paarserie von 21 Paaren bei Dauertag wurde registriert und mit dem Verhalten in der vorangegangenen zweitägigen Kontrollperiode (Photophase = 8 Std., Dämmerung = 2 × 1,5 Std., Scotophase = 13 Std.) verglichen. Das Resultat ist in Abb. 6 dargestellt. Es zeigt sich, dass der circadiane Rhythmus sowohl bei Dauertag wie bei Dauernacht verschwindet.

Die Unterschiede im Verhalten zwischen Kontrollperiode und den Versuchen mit einer Photophase oder Scotophase von 24 Std. sind statistisch gesichert ($P \leq 0{,}05$), die Ergebnisse reproduzierbar.

5.1.2. Dauerdämmerung. Analog zur Versuchsanordnung im vorangegangenen Kapitel wurde, anschliessend an eine Konditionierungsphase von 2 Tagen, Dauerdämmerung geboten (1,2—7,3 Lux). Die Ergebnisse sind in Abb. 7 dargestellt. Es zeigt sich, dass bei diesen konstanten Lichtverhältnissen ein circadianer Rhythmus des Verhaltens nachweisbar bleibt. Dieser klingt nach drei Tagen ab. Da während dieser Versuchszeit auch Temperatur und Feuchtigkeit konstant gehalten wurden, nehmen wir an, dass jeder wirksame äussere Zeitgeber fehlte und der trotzdem nachweisbare circadiane Rhythmus des Verhaltens endogen gesteuert wird. Offenbar ist aber der endogene Zeitgeber des Lärchenwicklers, im Falle der geprüften Verhaltensweisen, ein, verglichen mit dem täglichen Lichtwechsel, „schwacher" Zeitgeber, weil der Rhythmus beim Fehlen des Lichtwechsels rasch abklingt (vgl. Aschoff, 1965).

Dass eine endogene Komponente für das Verhalten des Lärchenwicklers mitbestimmend wirkt, mag schon die Tatsache andeuten, dass die Bewegungsaktivität gegen Ende der Photophase (vor Beginn der Abenddämmerung) stark zunimmt (Abb. 4).

5.2. Phasenverschiebung der Lichtverhältnisse.

Vertauscht man die Photophase und Scotophase, so wird das Verhalten einer Lärchenwickler-Paarserie im Laufe eines Tages ebenfalls um 12 Stunden verschoben. 24 Stunden nach der Verschiebung stimmt der circadiane Rhythmus des Verhaltens erfahrungsgemäss mit den phasenverschobenen Lichtverhältnissen überein.

Aus dieser Tatsache ergeben sich einige Fragen.

1. Ist es statthaft, während der Scotophase Verhaltensprotokolle mit Hilfe von Licht aufzunehmen? Mehrere Experimente sollten abklären, wie die Falter auf das Andrehen von Licht in der Scotophase reagieren. Ein Infrarot-Beobachtungsgerät der Albiswerke Zürich ermöglichte es uns dabei,

bei schwacher Infrarotbeleuchtung (15 W-Glühlampe mit Infrarotfilter in 70 cm Entfernung) verlässliche Kontrollbeobachtungen durchzuführen, nachdem durch Wahlversuche mit einem Y-Rohr klar geworden war, dass die Falter auf Infrarot

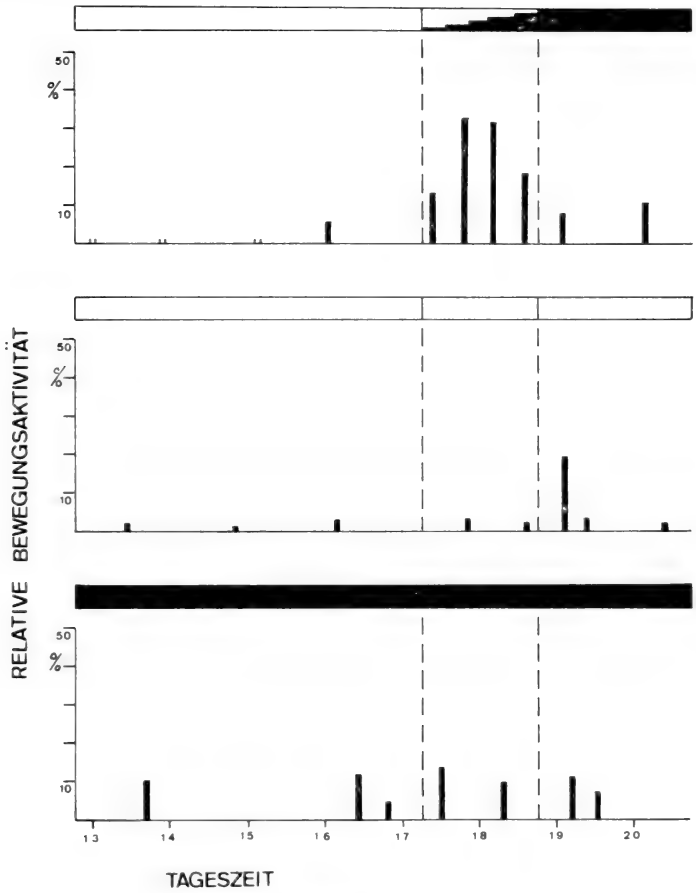


ABB. 6.

Vergleich der Bewegungsaktivität einer Serie von 21 Paaren bei normalem Tag-Nachtwechsel sowie Dauertag und Dauernacht (Temperatur 16,5±0,2° C).

nicht phototaktisch reagieren, wohl aber auf für den Menschen sichtbares Licht wie dasjenige von Glühlampen oder einer Dunkelkammer-Rotlampe.

Abb. 8 zeigt, dass beim Einschalten des Lichtes eine „Sofortreaktion" erkennbar ist; zwei Minuten später ist das Verhalten aber in jedem Fall mit demjenigen während der Infrarotbeobachtungen, d.h. mit demjenigen der Nacht, vergleichbar (Tab. 3).

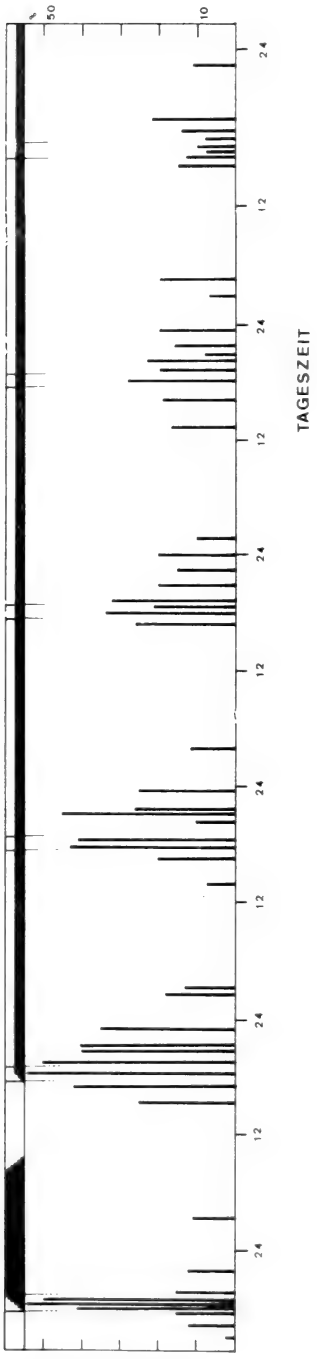


ABB. 7.

Bewegungsaktivität einer Serie von 15 Falterpaaren bei Dauerdämmerung. (Temperatur 16,7 ± 0,2°, Lichtintensität während des Versuches konstant 1,2 — 7,3 Lux).

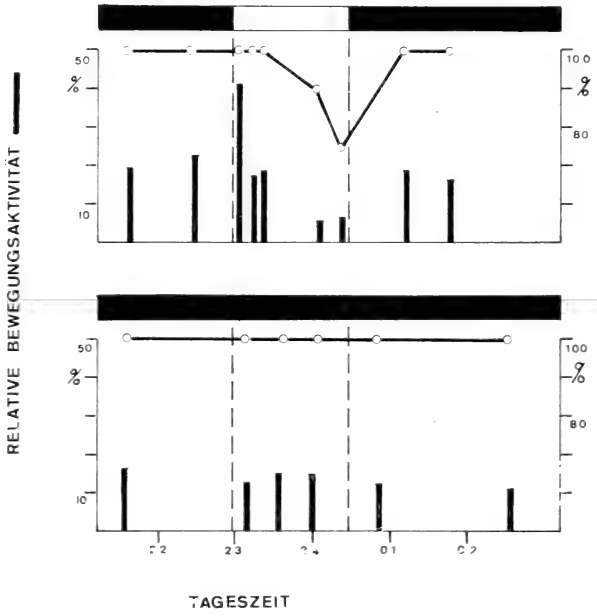


ABB. 8.

Bewegungsaktivität und Antennenstellung (vgl. S.103) einer Serie von 21 Falterpaaren nach Einschalten des Lichtes während der Scotophase und Vergleich mit der Kontrolle. (Temperatur 17,8 ± 0,1° C).

Ferner geht aus der Abb. 8 hervor, dass sich bei längerer Licht-Einschaltzeit die Bewegungsaktivität verringert und die Antennen mehr und mehr in Ruhestellung gebracht werden. Das Licht wird demzufolge nach einigen Minuten Einschaltzeit von den Faltern als Photophase gewertet und der circadiane Rhythmus des Verhaltens gestört. Die Anpassung des Verhaltens an das Licht geht parallel der Helladaptation der Komplexaugen (dunkeladaptierte Komplexaugen sind schwarz und leuchten wegen der Lichtreflexion am *Tapetum*, helladaptierte Augen sind grau und leuchten nicht (EDWARDS, 1964a). Die Ergebnisse sind reproduzierbar.

TABELLE 3

Bewegungsaktivität und Antennenstellung in der Scotophase
Vergleich von Beobachtungen mit Infrarot und Licht

Die Berechnungsweise der Punktzahlen ist in Kap. 3 angegeben

	Bewegungs-aktivitäts-punkte	Anzahl beobachteter Falter × 2
Beobachtung mit Infrarot	108	634
Beobachtung mit Licht [1]	76 [2]	404
	Punkte für Antennen-stellung	
Beobachtung mit Infrarot	612	632
Beobachtung mit Licht [1]	636 [2]	642

[1] Beobachtungsbeginn zwei Minuten nach Einschalten des Lichts. Die Lichtbeobachtung wurde immer direkt nach der Infrarotbeobachtung gemacht.
[2] Unterschied zur Infrarotbeobachtung statistisch nicht gesichert.

2. Ist die Reaktion der Falter auf Abenddämmerung, die zeitlich vorverschoben wird, anders als die entsprechende Reaktion während der vorangegangenen Konditionierungsphase? Abb. 9 zeigt, dass die Bewegungsaktivität während der Abenddämmerung umso geringer wird, je weiter die Abenddämmerung tageszeitlich verglichen mit der Konditionierungsphase von zwei Tagen vorverschoben wird. Die Differenzen der Bewegungsaktivitäts-Maxima während der verschieden weit vorgeschobenen Abenddämmerungen sind statistisch voneinander gesichert ($P < 0{,}05$). Die Ergebnisse sind reproduzierbar.

5.3. Die Bedeutung der Morgendämmerung für den circadianen Rhythmus des Verhaltens.

Während der Morgendämmerung und in der anschliessenden Photophase nimmt die Bewegungsaktivität allmählich ab (Abb. 10). Nach Beginn der Photophase sinkt die Aktivität rascher ab als während der Dämmerung.

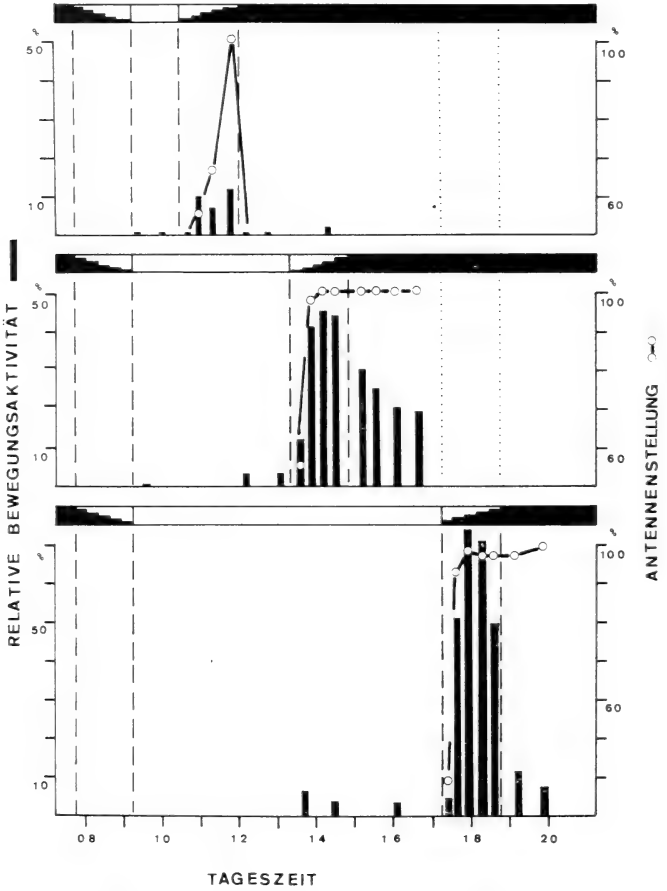


Abb. 9. Bewegungsaktivität einer Serie von 18 Falterpaaren während der zeitlich vorverschobenen Abenddämmerung und Vergleich mit der Kontrolle. (Temperatur 21 ± 0,1° C).

Allerdings scheint der Aktivitätsabfall unmittelbar nach Beginn der Morgendämmerung in Abb. 10A und 10C ebenfalls stärker zu sein als während der übrigen Morgendämmerungszeit. Ob die Falter wirklich zwischen Morgendämmerung und Tageslicht unterscheiden, lässt sich aus unseren Beobachtungen nicht mit Sicherheit schliessen. Jedenfalls ist nach Einschalten des Tageslichtes während der Scotophase das Verhalten der Falter ähnlich demjenigen in der Morgendämmerung (Abb. 8).

Die in Abb. 10 festgehaltenen relativ hohen Aktivitätswerte kurz vor der Dämmerung lassen die Vermutung aufkommen, dass die Nachtaktivität gegen die Morgendämmerung hin zunehme, dass also ein zweites Aktivitätsmaximum neben demjenigen der Abenddämmerung existiere. Ein solches konnte aber nicht nachgewiesen werden, weil keine Reproduzierbarkeit besteht. Allerdings fehlen kontinuierliche Beobachtungen während der ganzen Scotophase.

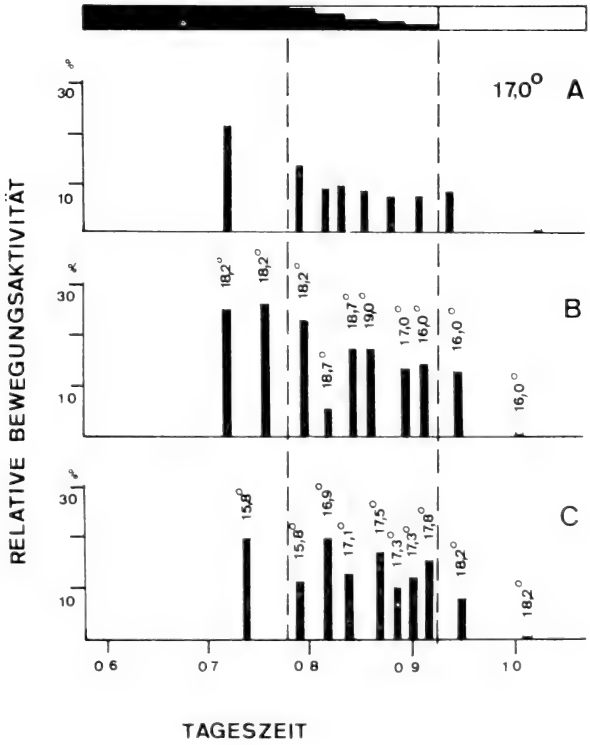


Abb. 10.
Bewegungsaktivität einer Serie von 32 Falterpaaren in der Morgendämmerung bei konstanter (A), fallender (B) und steigender (C) Temperatur.

5.4. Die Bedeutung der Abenddämmerung für den circadianen Rhythmus des Verhaltens.

Wird statt über die Abenddämmerung direkt von der Photophase zur Scotophase umgeschaltet, so bleibt die für die Abenddämmerung typische grosse Bewegungsaktivität aus (Abb. 11). Die Abenddämmerung spielt demnach für den circadianen Rhythmus des Verhaltens eine wichtige Rolle. In diese Zeit fällt nicht nur das Maximum der Bewegungsaktivität, sondern auch das Maximum der Eiablage (Tab. 4). Obwohl die Zahl der Kopulationen im Laufe der Abenddämmerung dauernd zunimmt, kopulieren die Falter am häufigsten unmittelbar

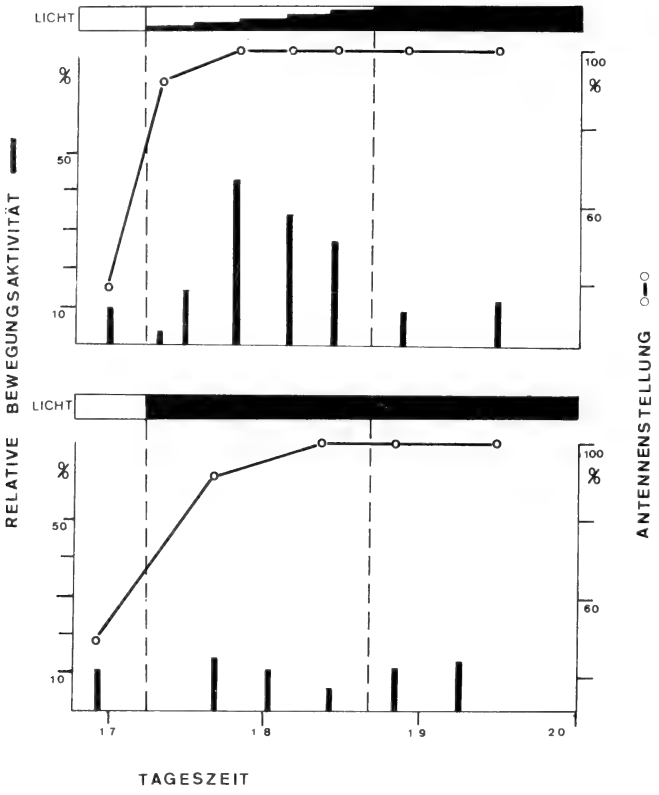


ABB. 11.

Vergleich der Bewegungsaktivität und Antennenstellung einer Serie von 27 Falterpaaren mit und ohne Abenddämmerung (Temperatur 16,8 ± 0,1° C).

TABELLE 4

Korrelation von Eiablagezahlen und Bewegungsaktivität zu verschiedenen Tageszeiten

	Zeitdauer Std. Min.	Anzahl geprüfter W.	Anzahl abgelegter Eier [1]	Anzahl der von 30 W. abgelegten Eier pro Stunde	Bewegungsaktivität der geprüften Paarserien [2]	Eiablageaktivität [2]
Morgendämmerung und 1. Teil der Photophase	7 50	30	12	1,5	72	18
2. Teil der Photophase	3 30	189	24	0,1	113	0
Abenddämmerung	1 30	203	117	11,5	517	23
Scotophase [3]	11 10	465	341	2,0	124	19

[1] Die Methode zur Bestimmung der Anzahl abgelegter Eier ist in Kap. 2.5. beschrieben.
[2] Punktetotal von je 16 Stichproben an 38 Paaren.
[3] Es werden während der ganzen Dauer der Scotophase Eier abgelegt.

nach der Abenddämmerung, in der frühen Scotophase. Deshalb wird die Hypothese aufgestellt, die Abenddämmerung habe für den Lärchenwickler eine biologische Bedeutung, indem sie bei der Koordination von Verhaltensweisen mitwirkt. Die Beschränkung der Suche nach einem Geschlechtspartner auf eine bestimmte Tageszeit mag beispielsweise auf eine Ökonomie der Verhaltensweisen hindeuten.

5.5. Wahrnehmung der Abenddämmerung

Zunächst wollten wir erfahren, ob die Falter die Abenddämmerung an der Lichtqualität oder an der Intensitätsabnahme erkennen. Deshalb ersetzten wir in einem Versuch das sonst in allen Experimenten verwendete Tageslicht der Fluoreszenzröhren (vgl. Kap. 2.5.2.) durch solches einer Glühlampe von 1000 W.

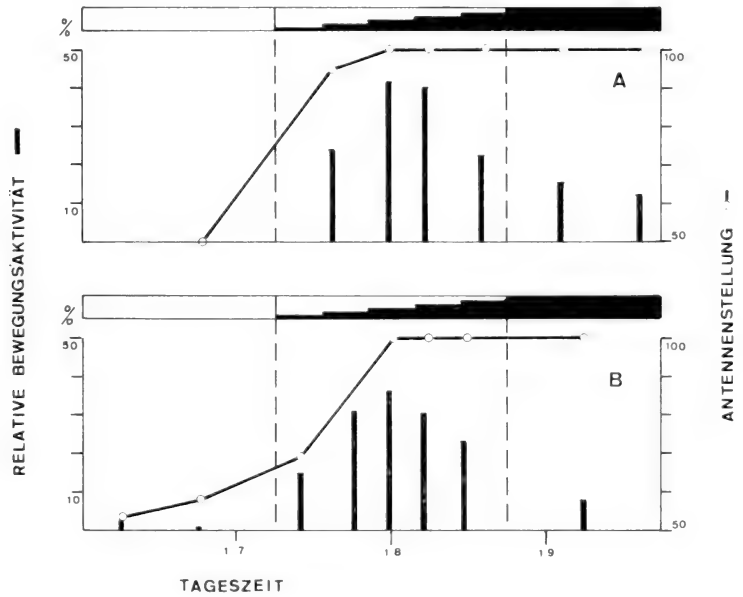


Abb. 12.

Bewegungsaktivität und Antennenstellung einer Serie von 18 Falterpaaren bei Tageslicht von Fluoreszenzröhren (A) sowie Tageslicht einer Glühlampe 1000 W (B). (Temperatur 17,5 ± 0,1° C). Erklärung im Text.

deren Lichtspektrum einigermassen mit demjenigen der künstlichen Dämmerung übereinstimmt. Wir konnten aber dadurch keine feststellbaren Änderungen des Verhaltens hervorrufen (Abb. 12). Wir glauben deshalb, annehmen zu dürfen, dass die Dämmerung von den Faltern auf Grund der Lichtintensität, und nicht der Lichtqualität wahrgenommen wird.

Es stellt sich nun die Frage, ob die Falter bestimmte geringe Lichtintensitäten oder vielmehr den Lichtintensitätsabfall pro Zeiteinheit als „Abenddämmerung" wahrnehmen. In einer Versuchsreihe mit 15 Falterpaaren ersetzten wir jeden zweiten Tag die 5-stufige künstliche Abenddämmerung durch eine einstufige,

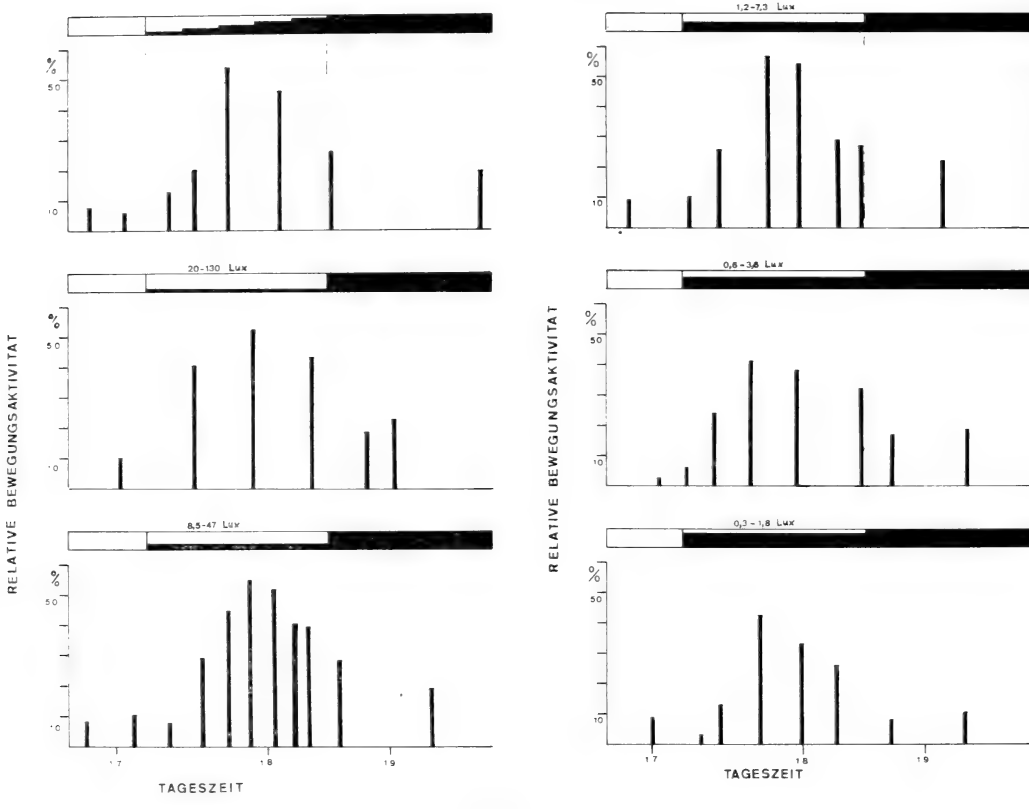


ABB. 13.

Vergleich der Bewegungsaktivität einer Serie von 15 Falterpaaren bei mehrstufiger und einstufiger Abenddämmerung verschiedener Lichtintensität. (Temperatur 17,2 ± 0,1° C).

d.h. konstante Dämmerung und verglichen die Bewegungsaktivitäten der verschiedenen Tage miteinander (Abb. 13). Die Versuche zeigen, dass der charakteristische Anstieg und Abfall der Bewegungsaktivität während der Dämmerung auch bei einstufiger Dämmerung zu beobachten ist und der Aktivität bei der Kontrolle (Dämmerung mit 5 Stufen) entspricht. Daraus ist zu schliessen, dass nicht der Lichtintensitätsabfall pro Zeiteinheit, sondern die verminderte Lichtintensität (1 bis 75 Lux) an sich von den Faltern als Dämmerung interpretiert wird.

Im weiteren galt es zu prüfen, ob für die Wahrnehmung der Dämmerung, das heisst für die Lichtintensitätsmessung, die Ocellen verantwortlich sind, wie dies bei anderen Insektenarten nachweisbar ist (vgl. FRISCH, 1965; HARKER, 1956; vgl. aber auch RUCK, 1961; MÜNCHBERG, 1966; NOWOSIELSKI *et al.*, 1963; BALL, 1965; VAN CASSEL, 1967).

Wir verglichen das Verhalten von drei Paarserien; der ersten waren die Ocellen mit schwarzem Kunstharzlack (Wacolux) übermalt, der zweiten die Komplexaugen, die dritte Gruppe diente als Kontrolle.

Die Beobachtung während der Dämmerung zeigte, dass sowohl die Falter mit geschwärzten Ocellen wie auch diejenigen mit geschwärzten Komplexaugen verglichen mit der Kontrolle nur mit einem schwachen Aktivitätsanstieg auf die Abenddämmerung reagierten (Abb. 14). Um zu prüfen, ob diese schwache Reak-

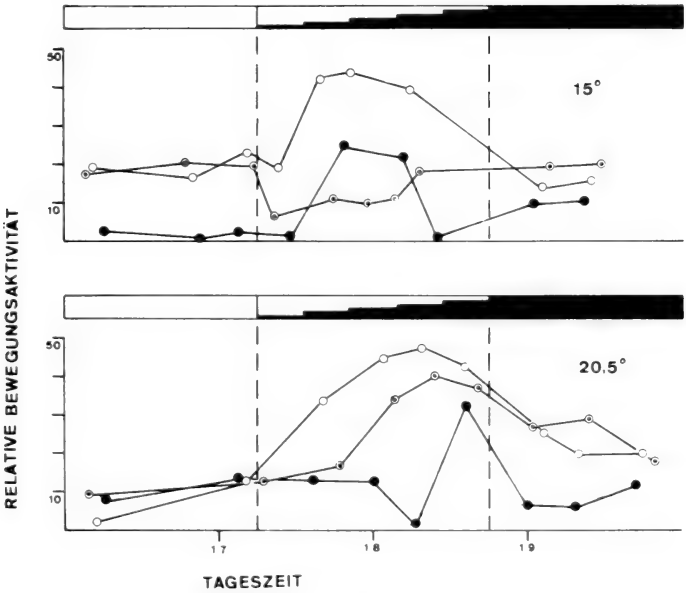


ABB. 14.

Vergleich der Dämmerungsaktivität von Faltern mit geschwärzten Ocellen (18 Paare) (○), mit geschwärzten Komplexaugen (6 Paare) (●) und von unbehandelten Faltern (17 Paare (○). Ergebnisse bei zwei verschiedenen, konstanten Temperaturen. Erklärung im Text.

tion auf reduzierter Vitalität beruhe, verglichen wir den Aktivitätsanstieg der behandelten Falter mit den Kontrollen bei Temperatursenkungen während der Photophase. Wie in Kapitel 6.2. gezeigt werden soll, führen Temperatursenkungen während der Photophase zu Erhöhungen der Bewegungsaktivität. Wären die geblendeten Tiere gleich vital wie die Kontrollen, so sollte die Reaktion auf

Temperatursenkungen derjenigen der Kontrolltiere vergleichbar sein. Dies ist tatsächlich der Fall.

Man könnte deshalb aus diesen Versuchen den Schluss ziehen, dass sowohl die Komplexaugen als auch die Ocellen zu je einem Teil für die Feststellung der Dämmerlichtintensität verantwortlich seien. Aber die widersprüchlichen Beobachtungsergebnisse bei zwei verschiedenen Temperaturen lassen keine definitive Deutung zu. Es ist nicht klar, wie weit technische Mängel der Versuchsanordnung das Resultat beeinflussten. Die mikroskopische Untersuchung der Farbkalotten nach dem Tode der Tiere zeigte überdies, dass jene nie ganz lichtundurchlässig waren. Versuche mit anderen Farben (Schellack mit Russ, Dispersionsfarbe Wacofin) zeitigten keine besseren Resultate (vgl. auch MÜNCHBERG, 1966). Auf eine Ausschaltung der Augen mittels Elektrokauter oder Durchtrennung der Sehnerven wurde verzichtet.

5.6. Zusammenfassung und Diskussion

Der circadiane Rhythmus der Bewegungsaktivität (vgl. Kap. 4) bleibt unter konstanten Bedingungen nur bei Dauerdämmerung während einiger Tage erhalten (Abb. 6, 7). Wir vermuten deshalb, dass in diesem Fall ein endogener Zeitgeber den Rhythmus aufrecht erhält. Phasenverschiebungen des circadianen Rhythmus gelingen leicht durch entsprechende Phasenverschiebungen der Lichtverhältnisse. Der tägliche Lichtwechsel scheint deshalb ein äusserer Zeitgeber vom „starken" Typ zu sein (ASCHOFF, 1965). Bei zeitlicher Vorverschiebung der Abenddämmerung zeigt sich, dass die Bereitschaft der Falter, entsprechend auf die Dämmerung mit Erhöhung der Bewegungsaktivität zu reagieren, umso grösser wird, je geringer die tageszeitliche Vorverschiebung ist (Abb. 9). Dies legt den Schluss nahe, dass der Grad der Synchronisation von innerem und äusserem Zeitgeber über die Stärke der Reaktion entscheidet.

Die charakteristische Spitze der Bewegungsaktivität fällt beim Fehlen der Abenddämmerung aus. Dabei stellt sich die Frage, ob sich beim Ausbleiben der Aktivitätserhöhung während der Abenddämmerung die Kopulationshäufigkeit und die durchschnittliche Fekundität der Weibchen ändert. Dies soll in einem gesonderten Kapitel (10.2) diskutiert werden.

6. EINFLUSS DER TEMPERATUR AUF DAS VERHALTEN

6.1. Einleitung

Obwohl bei konstanter Temperatur der Tagesrhythmus der Bewegungsaktivität erhalten bleibt, ist damit die Beeinflussung der Bewegungsaktivität durch die Temperatur nicht abgeklärt (vgl. Kap. 5). Es existiert ein Temperatur-

minimum für Bewegungsaktivität, das nach Freilandbeobachtungen von MAKSYMOV (1959) im Engadin bei etwa 6° C liegt. Ein entsprechendes Temperaturmaximum ist nicht bekannt. Wenn keine Wärmestarre auftritt, sind Bewegungsaktivitäten bis in absolut letale Temperaturbereiche zu erwarten. Die Falter können in der Natur jedoch hohen Temperaturen ausweichen. Die Bestimmung eines Temperaturoptimums in Bezug auf die Fertilität ist kompliziert, kann sie doch für verschiedene Entwicklungsstadien wie Raupen, Puppen und Falter in ganz verschiedenen Bereichen liegen. Ausserdem müssten, solange keine Laborstämme und keine absolut reproduzierbaren Zuchtbedingungen zur Verfügung stehen, alle Versuche mit verschiedenen Temperaturen gleichzeitig gemacht werden, was technisch vorläufig noch Schwierigkeiten bereitet. Andererseits wissen wir (vgl. Kap. 2.4. und 2.5.), dass die Temperatur von 17°—18° C für Raupen, Puppen und Falter im Laboratorium zu Fekunditäten führt, welche die bei möglichst natürlichen Zuchtbedingungen im Feldlaboratorium erzielten Werte erreichen (BALTENSWEILER, 1968). Unsere folgenden Versuche mit kleinen Temperaturschwankungen beschränken sich deshalb im wesentlichen auf den Bereich von 14—21° C.

6.2. TEMPERATURSENKUNGEN

Während der Photophase bewirkt eine Temperatursenkung um mindestens 1°/Std. eine Aktivitätszunahme, die umso stärker ist, je später in der Photophase der Temperaturabfall beginnt (Abb. 15). Wird die Temperatur nach der Senkung konstant gehalten, so nimmt die Aktivität wieder ab und erreicht in weniger als einer Stunde ungefähr das Niveau, das um die betreffende Tageszeit bei konstanter Temperatur zu erwarten wäre (Abb. 15).

Während der Scotophase bewirkt Temperaturerniedrigung einen proportionalen Aktivitätsabfall. Wird die Temperatur auf dem tieferen Wert konstant gehalten, so bleibt auch die Aktivität auf dem erreichten Niveau konstant (Abb. 15).

Während der Morgendämmerung sinkt bei konstanter Temperatur die Aktivität. Eine Temperatursenkung von 18,2° auf 16° C beeinflusst die Bewegungsaktivität nicht messbar (Abb. 10).

Ein Vergleich der Beobachtungen während der Abenddämmerung bei verschiedenen konstanten Temperaturen zeigt, dass das Aktivitätsmaximum stark temperaturabhängig ist. Temperatursenkungen von 1° C können jedoch das Verhalten nicht messbar beeinflussen, was allerdings nicht besagt, dass die Temperatursenkung allgemein keine Aktivitätssteigerung bewirkt (Abb. 16). Die Interpretation des dritten Falles in Abb. 16 bereitet Schwierigkeiten. Der starke Temperaturabfall von 17° auf 10° C verhindert offenbar das Auftreten von Dämmerungsaktivität. Der Versuch wurde jedoch nicht wiederholt. Ebenso wenig kann erklärt werden, wieso bei 22° C die Scotophasenaktivität verglichen

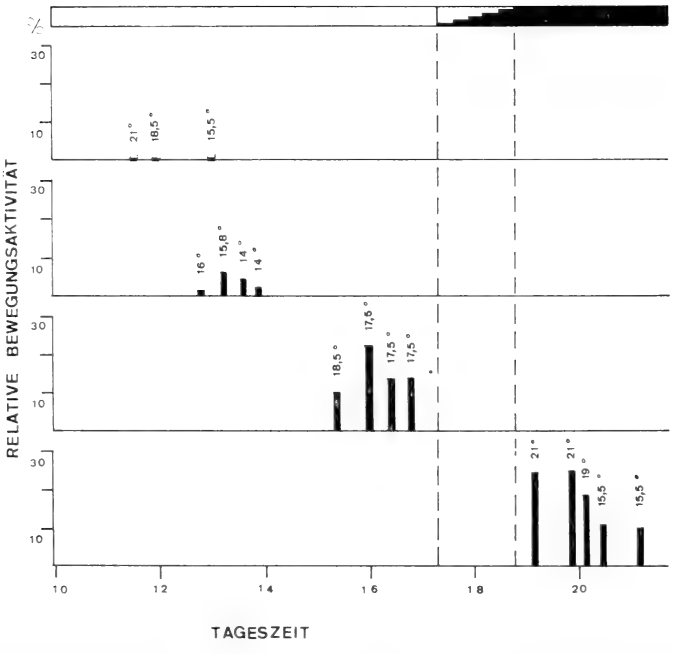


ABB. 15.

Bewegungsaktivität einer Serie von 18 Falterpaaren bei Temperatursenkungen zu verschiedenen Tageszeiten.

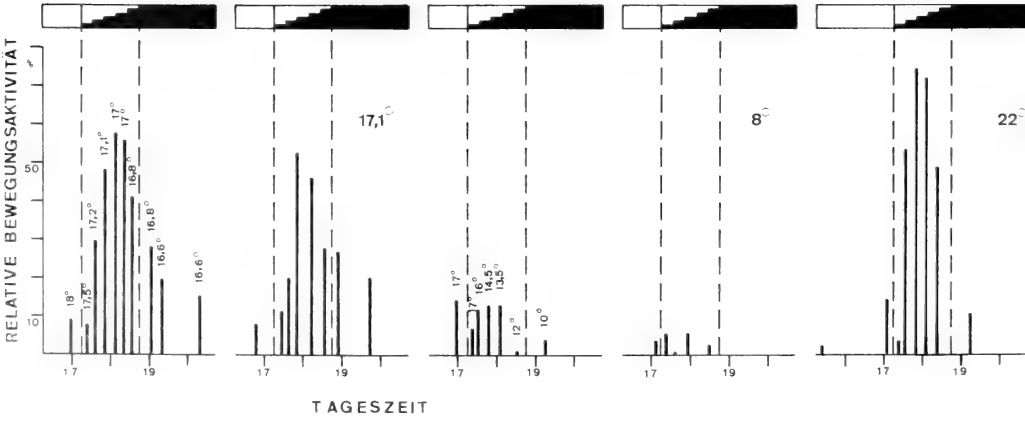


ABB. 16.

Bewegungsaktivität einer Serie von 15 Falterpaaren in der Abenddämmerung bei konstanten und sinkenden Temperaturen. Erklärungen im Text.

mit derjenigen bei 16,6° und 17,1° C so gering ausfällt. Solche, sehr häufig festzustellende Abweichungen von Erwartungswerten sind vielleicht darauf zurückzuführen, dass die Bedingungen v o r dem Experiment dieses wesentlich beeinflussen können (Kap. 6.3).

Die Aktivitätsänderungen nach dem Temperaturabfall zu verschiedenen Zeiten sind statistisch gesichert ($P < 0{,}05$). Die Ergebnisse sind reproduzierbar. Registriert man während der Photophase statt der Bewegungsaktivität die Antennenstellung, so werden bei Temperatursenkungen analoge Beobachtungen wie die hier beschriebenen gemacht. Die Wirkung von Temperatursenkungen zu verschiedenen Tageszeiten ist in Abb. 19A schematisch dargestellt.

6.3. Temperaturerhöhungen

Temperaturerhöhungen im Laufe der Photophase haben im Gegensatz zu Temperatursenkungen keine feststellbare Wirkung auf die Bewegungsaktivität.

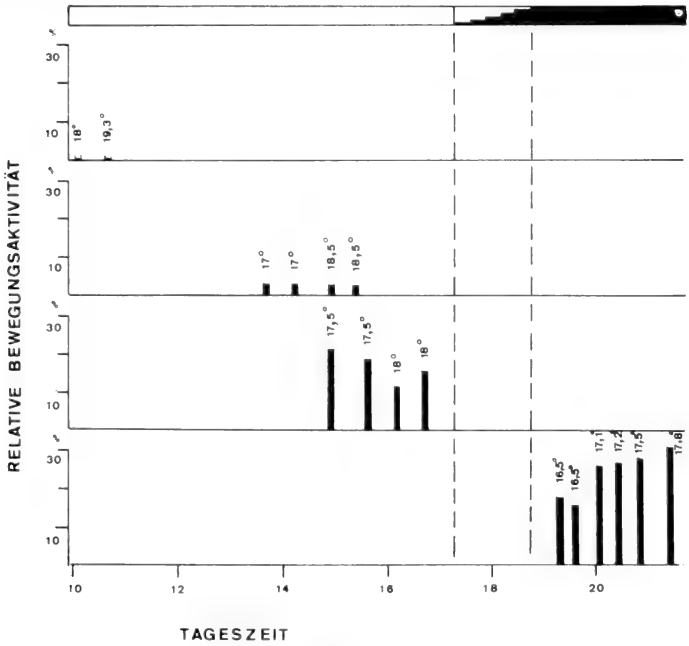


Abb. 17.

Bewegungsaktivität einer Serie von 19 Falterpaaren bei Temperaturerhöhungen zu verschiedenen Tageszeiten. Erklärungen im Text.

Während der Scotophase und der Abenddämmerung ist die Aktivität mit der Temperaturhöhe korrelliert und steigt entsprechend bei einem Temperaturanstieg nach oben (Abb. 17). Die im dritten Fall der Abb. 17 festzustellende hohe Aktivi-

tät während der Photophase ist nicht reproduzierbar, der leichte Aktivitätsabfall nach Erhöhung der Temperatur statistisch nicht signifikant. Temperaturerhöhungen während der Morgendämmerung scheinen der bei konstanter Temperatur zu beobachtenden Aktivitätserniedrigung entgegen zu wirken (Abb. 10C), wobei allerdings dieses Ergebnis, im Gegensatz zu den anderen, nicht reproduzierbar ist.

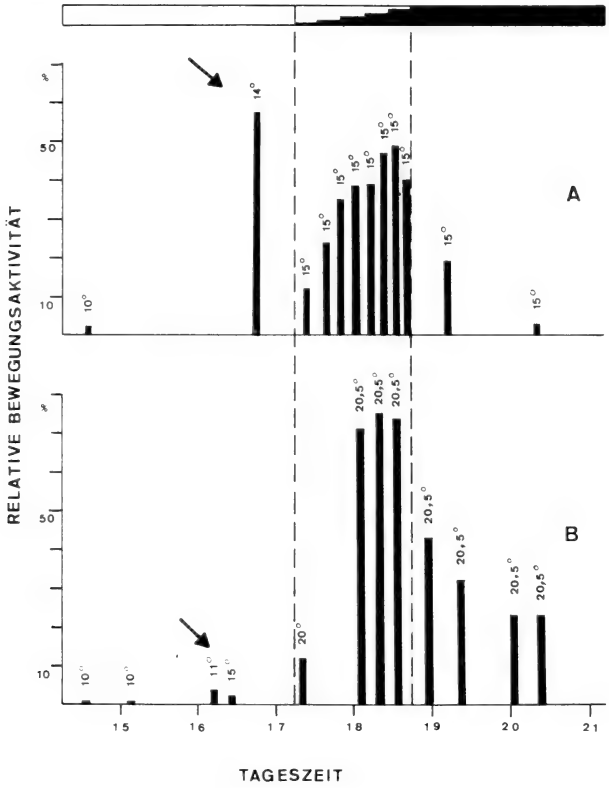


Abb. 18.

Beeinflussung der Wirkung einer Temperaturerhöhung durch Umweltsbedingungen vor dem Experiment. Die 18 Falterpaare wurden vor dem Experiment in A während 48 Std. bei 10° gehalten, in B während 12 Std.

Falter, die während 12 Stunden bei 10° C gehalten wurden, reagierten während der Photophase nicht wahrnehmbar auf eine Temperaturerhöhung auf 15°. Dagegen beobachtet man eine überaus starke Bewegungsaktivität auf die Temperaturerhöhung hin, wenn die Falter vorher während 48 Stunden bei 10° gehalten worden waren (Abb. 18). Da der Versuch nicht wiederholt wurde, steht die Reproduzierbarkeit des Resultats nicht fest. Die Temperatur wurde in 18A im Laufe von fast 2 Stunden von 10° auf 14° erhöht, während in 18B der Sprung von 11°

auf 15° in einer Viertelstunde bewerkstelligt wurde. Deshalb sind die beiden Experimente nur beschränkt vergleichbar. Trotzdem glauben wir, aus dem Gesagten schliessen zu dürfen, dass Umweltsbedingungen vor einer Beobachtung deren Resultat beeinflussen können.

Eine schematische Darstellung der Wirkung des Temperaturanstieges findet sich in Abb. 19B.

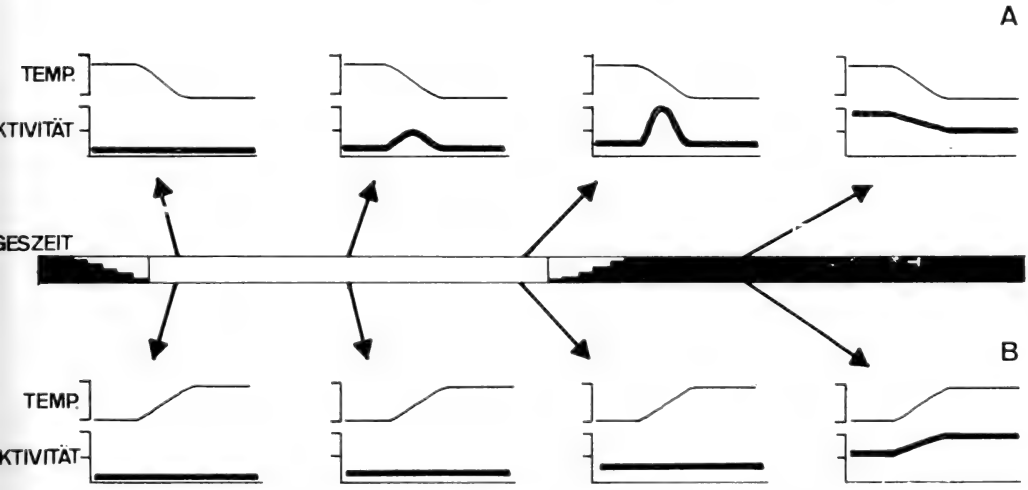


ABB. 19.

Schematische Darstellung der Wirkung von Temperatursenkungen (A) und -erhöhungen (B) auf die Bewegungsaktivität zu verschiedenen Tageszeiten.

6.4. DISKUSSION

Nicht nur die Temperaturhöhe, sondern auch Temperaturänderungen wirken sich nachweisbar auf das Verhalten des Lärchenwicklers aus. Allerdings kennen wir den Einfluss kleiner Feuchtigkeitsänderungen, die durch Temperaturschwankungen hervorgerufen werden, nicht. Ähnliche Beobachtungen machten EDWARDS (1964b) bei den Schmetterlingen *Halisidota argentata* und *Nepytia phantasmaria* und GAERDEFORS (1964) bei der Heuschrecke *Chorthippus albomarginatus*. Temperaturänderungen können in anderen Fällen als exogene Zeitgeber wirken (ASCHOFF, 1965; ZIMMERMANN *et al.*, 1967) sowie Entwicklungszeit, Entwicklungsrichtung, Lebensdauer und Fekundität beeinflussen (KAUFMANN, 1932; KÜHNELT, 1965; SHIBATA, 1952). SCHOONHOVEN (1967) entdeckte bei mehreren Schmetterlingsraupen Temperaturrezeptoren, die sich durch Temperatursenkungen, aber nicht durch Temperaturerhöhungen reizen lassen. Beim Lärchenwickler wird eine Temperaturänderung zu verschiedenen Tageszeiten ganz unterschiedlich beantwortet. Die Reaktion der Falter auf Temperatursenkungen ist abhängig von der

Tageszeit (Abb. 15). Wir nennen dies den circadianen Rhythmus der Reaktion auf Temperatursprünge.

Da wir im wesentlichen nur im Temperaturbereich von 14—21° C gearbeitet haben, wissen wir nicht, ob in anderen Bereichen auf Temperatursprünge hin analoge Reaktionen zu erwarten sind. Ausserdem ist zu bedenken, dass Umweltsbedingungen vor einer Beobachtung deren Resultat beeinflussen können (Abb. 18) (vgl. auch CAUSSE, 1967; TAYLOR, 1963).

Das im Freiland zu beobachtende Phänomen der erhöhten Flugaktivität vor Gewittern (W. BALTENSWEILER, mündl. Mitt.) lässt sich möglicherweise mit unseren Befunden erklären, wonach ein Temperaturabfall während der Photophase, sowie die Abnahme der Lichtintensität, starke Bewegungsaktivität hervorrufen können. Allerdings ist der Einfluss der Windstärke (vgl. ZECH, 1955), der Luftfeuchtigkeit und anderer physikalischer Faktoren auf das Verhalten noch nicht bekannt (vgl. EDWARDS, 1960, 1961; MAW, 1965).

7. DER CIRCADIANE RHYTHMUS DES SCHLAFES

Wir definieren für unsere Untersuchungen als „Schlaf" denjenigen sich täglich wiederholenden physiologischen Zustand der Lärchenwicklerfalter, der sich in Weckversuchen von anderen Zuständen anhand der geringen Aktivierbarkeit unterscheiden lässt.

Ein Weckversuch geht so vor sich: Wir tippen zweimal hintereinander mit dem Finger an den Falterbecher und protokollieren das Verhalten während 30 Sekunden nach dem Klopfen. Zeigen die Tiere innert dieser Zeit eine sichtbare Bewegung, so gelten sie im Protokoll als aktiv (geweckt) und bekommen 1 oder 2 Punkte (s. Kap. 3), andernfalls nicht. Falter, die sich schon vor dem Klopfen bewegten, werden nicht getestet. Wie aus Abb. 20 hervorgeht, steigt die Weckbarkeit der Falter von Paarserien im Laufe der Photophase an. Dieser Anstieg geht parallel mit der Zunahme der Anzahl Falter, deren Antennen nicht mehr zurückgelegt sind, sondern seitlich abstehen. Es wurde deshalb geprüft, ob nach hinten gelegte Antennen auch wirklich verminderte Weckbarkeit bedeuten. Die Ergebnisse sind in Tab. 5 dargestellt und bestätigen unsere Vermutung. Wir bezeichnen deshalb die Stellung, in der die Antennen nach hinten gerichtet sind und auf den Vorderflügeln aufliegen, als „Schlafstellung", im Unterschied zur „Wachstellung", wo die Antennen vom Körper abstehen. Nach unseren Beobachtungen hält jeder Falter, der von blossem Auge sichtbare Körperbewegungen zeigt, die Antennen in der Wachstellung.

Der circadiane Rhythmus der Antennenhaltung stimmt überein mit dem Rhythmus der Weckbarkeit. Zudem besteht eine Korrelation zwischen der Antennenhaltung im Laufe der Photoperiode und der Stärke der Reaktion auf vor-

verschobene Abenddämmerung oder Temperatursenkung. Dagegen ist die Antennenhaltung nicht streng mit der Bewegungsaktivität korreliert.

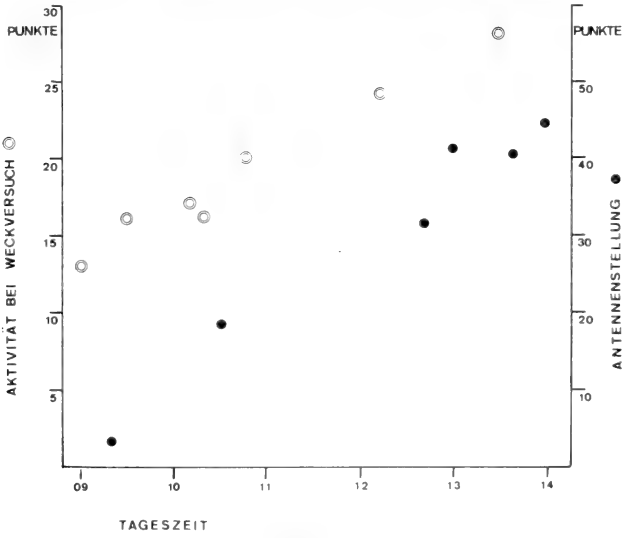


ABB. 20.

Bewegungsaktivität einer Serie von 11 Falterpaaren nach Weckversuchen zu verschiedenen Zeiten der Photophase. Antennenstellung einer Kontrollserie von 11 Paaren. (Temperatur 10° C). Erklärung im Text.

Schlaf tritt nur in der Photophase auf. Wird während der Scotophase vorzeitig Tageslicht gegeben, legen die Falter ihre Fühler nach einiger Zeit in Schlafstellung (Abb. 9).

Zur Physiologie des Schlafes bei Insekten existieren wenig Untersuchungen (vgl. ANDERSEN, 1965; BISCHOFF, 1927; BOZLER, 1925; SCHULZE, 1924; WEVER, 1965; vgl. auch WIGGLESWORTH, 1965).

TABELLE 5

Vergleich der Weckbarkeit von Faltern, deren Antennen in Schlaf- oder Wachstellung sind Erklärungen im Text

	Antennen in Schlafstellung	Antennen in Wachstellung
Anzahl Falter	186	140
Aktivitätspunkte nach Weckversuchen	57	74 [1]

[1] Der Unterschied in der Bewegungsaktivität ist statistisch gut gesichert.

8. ALTERSBEDINGTE ÄNDERUNGEN DES VERHALTENS

Aus Abb. 21 geht hervor, dass altersbedingte Veränderungen im Verhalten vorkommen. Die Zahl der Kopulationen pro Tag in Paarserien verschiedenen Alters ist nicht bestimmt worden, weil eine kontinuierliche Überwachung nötig

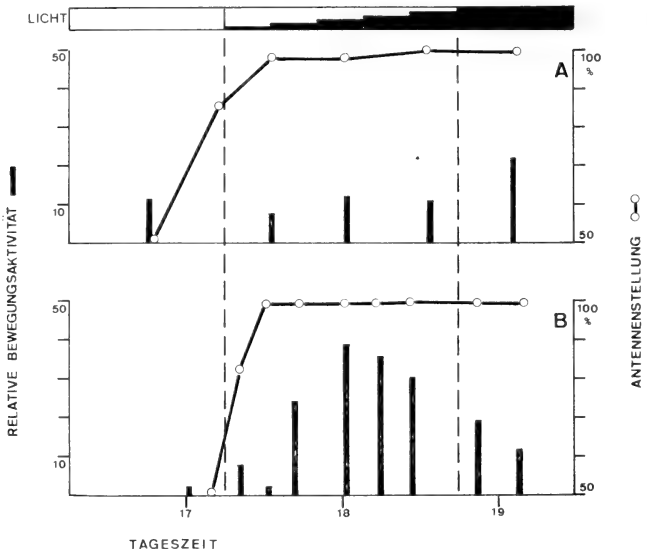


ABB. 21.

Vergleich des Verhaltens einer jungen und einer älteren Paarserie (14 Paare). In A sind die Falter 4 Tage alt, in B 13 Tage. (Temperatur 16,8 ± 0,1° C.)

wäre. Betrachtet man stattdessen die Anzahl der Kopulationen während der Abenddämmerung und der ersten Nachtstunde, so wird deutlich, dass diese Zahl bei Paarserien vom Falteralter abhängt (Tab. 6). Die Anzahl abgelegter Eier pro Weibchen und Tag ist ebenfalls altersabhängig, aber vom 3. bis 18. Alterstag ungefähr konstant (W. BALTENSWEILER, interner Bericht). Alle in dieser Arbeit vorliegenden Resultate wurden aus diesen Gründen an 3 bis 18 Tage alten Faltern gewonnen, wenn nichts Anderes vermerkt ist. Geschlechtsunterschiede der Bewegungsaktivität ändern sich mit dem Alter der Falter ebenfalls (vgl. Kap. 9).

9. GESCHLECHTSBEDINGTE VERHALTENSUNTERSCHIEDE

Wie in Kap. 4.1. erwähnt wurde, ist nach Freilandbeobachtungen das Geschlechtsverhältnis fliegender Lärchenwickler wahrscheinlich je nach Tageszeit

verschieden. Bei sämtlichen Verhaltensbeobachtungen der vorliegenden Arbeit wurden deshalb die Aktivitäten der Weibchen und Männchen getrennt notiert. Für die Bewegungsaktivität und die Antennenstellung konnten nicht immer statistisch gesicherte geschlechtsbedingte Unterschiede gefunden werden (Tab. 7). Wir fanden vielmehr, dass Aktivität und Antennenstellung der Geschlechtspartner innerhalb der einzelnen Paare voneinander abhängig sind (Tab. 8). Man stellt beispielsweise fest, dass 50% aller Weibchen und 50% aller Männchen Bewegungsaktivität zeigen. Bei Unabhängigkeit des Verhaltens der Geschlechts-

TABELLE 6

Zahl der Kopulationen bei verschieden alten Falterpaaren

Lebenstage	Anzahl der Kopulationen [1]
1.— 9.	43
10.—18.	72
19.—27.	10 [2]

[1] Summe der während 9 Beobachtungstagen in der Abenddämmerung und der ersten Stunde der Scotophase gezählten Kopulationen. Beobachtung an 160 Falterpaaren.
[2] Es konnten nur noch 31 Paare beobachtet werden, deren Kopulationenzahl auf 160 Paare umgerechnet wurde.

partner voneinander wäre demnach die Wahrscheinlichkeit, dass beide Falter eines Paares gleichzeitig aktiv sind, 25%. Unsere Erfahrungen zeigen, dass stets in mehr als der theoretisch zu erwartenden Zahl aller Fälle beide Falter eines Bechers das gleiche Verhalten zeigen. Dies ist im Falle der Bewegungsaktivität leicht einzusehen. Der aktive Falter wird ziemlich rasch auf den noch inaktiven Partner stossen und ihn stören. Schwieriger zu interpretieren ist die prozentual gehäufte Übereinstimmung der Antennenstellung der Geschlechtspartner. Es ist zu bedenken, dass der Lärchenwickler äusserst störungsempfindlich ist und auf geringste optische Reize (z.B. Bewegungen des Beobachters) und Erschütterungen reagiert. Trotz grosser Sorgfalt bei der Beobachtung können einzelne Becher solchen Störungen unterworfen sein, was sich auf beide Falter in gleichem Masse auswirkt.

Auf Grund des Gesagten darf vermutet werden, dass beim Lärchenwickler eine starke Dichteabhängigkeit des Verhaltens besteht, wie dies auch ANDERSEN (1965) bei *Ephestia (= Anagasta) kühniella* nachwies. Unsere Untersuchungen beschränken sich aber auf Beobachtungen an Paarserien.

TABELLE 7

Vergleich der Bewegungsaktivität und Antennenstellung von Männchen und Weibchen einer Paarserie (Summe der Stichproben während eines bestimmten Zeitraumes)

Erklärungen im Text

Zeitraum der Stichprobenentnahme	Weibchen		Männchen		Unterschied Männ./Weib.
	Bewegungs-aktivität	Anzahl der Einzelbeo-bachtungen von Weibchen × 2 [1]	Bewegungs-aktivität	Anzahl der Einzelbeo-bachtungen von Männchen × 2 [1]	
Erste 14 Tage des Falterlebens	918	4408	762	4248	W. aktiver als M.*
14. bis 21. Tag des Falterlebens	261	2030	176	1238	Kein gesicherter Unterschied
Gesamtes Falterleben	1179	6438	938	5486	Kein gesicherter Unterschied
Abenddämmerung	603	1776	482	1714	W. aktiver als M.**
Photophase	5	1162	45	960	Kein gesicherter Unterschied
Scotophase	313	2108	269	1886	Kein gesicherter Unterschied
	Antennen-stellung		Antennen-stellung		
Photophase bis 1 h vor Abenddämmerung (nur 1 Zählung pro Tag) [2]	346	948	304	750	Kein gesicherter Unterschied

* Unterschied statistisch schwach gesichert.
** Unterschied statistisch gut gesichert.

[1] Die Zahl der Einzelbeobachtungen wird mit 2 multipliziert; dies entspricht der Anzahl Punkte für Bewegungsaktivität von 100% (siehe Kap. 2.6).

[2] Die Photophase ist der einzige Zeitraum, wo Unterschiede in der Antennenstellung zwischen den Geschlechtern zu erwarten sind.

10. BEZIEHUNGEN ZWISCHEN VERHALTEN UND FEKUNDITÄT

10.1. KORRELATION VON BEWEGUNGSAKTIVITÄT UND FEKUNDITÄT IM LAUFE DES TAGES

Eine der wichtigsten Fragen bei unseren Verhaltensbeobachtungen am Lärchenwickler lautete, ob es möglich sei, auf Grund solcher Beobachtungen Schlüsse über dessen Fekundität zu ziehen. Wenn dies möglich wäre, so hätten wir ein einfaches Hilfsmittel sowohl für Prognosen der Populationsentwicklung im Freiland als auch für die Suche nach optimalen Zuchtbedingungen zur Verfügung.

TABELLE 8

Prüfung auf Abhängigkeit des Verhaltens der Falter vom Verhalten des Geschlechtspartners

Erklärungen im Text

	Anzahl geprüfter Paare	Anzahl aktiver ♀	Anzahl aktiver ♂	Anzahl Paare, in denen beide Partner aktiv sind	$\frac{A♀ \cdot A♂}{N}$	Abhängigkeit des Verhaltens innerhalb der Paare
	N	A♀	A♂	Ap		
Bewegungsaktivität	2081	458	514	241	113	Abhängig**
Antennenstellung [1]	656	216	268	131	88	Abhängig**

** Bei Unabhängigkeit des Verhaltens würde erwartet, dass $Ap = \frac{A♀ \cdot A♂}{N}$ ist. Der Unterschied zwischen Ap und $\frac{A♀ \cdot A♂}{N}$ ist jedoch statistisch gesichert.

[1] Da die Bewegungsaktivität der Falter innerhalb der Paare nicht unabhängig ist, und da bei Bewegung auch die Antennenstellung festgelegt ist, durften hier nur Werte aus der frühen Photophase verwendet werden, wo Bewegungsaktivität minimal oder N.A. ist. Zusätzlich wurden alle Falterpaare, die Bewegungsaktivität zeigten, von der Prüfung ausgeschlossen.

Es ist möglich, in einer Paarserie die Anzahl der Weibchen zu protokollieren, die mit dem Ovipositor Suchbewegungen ausführen und diesen in Ablageposition halten (Abb. 2). Die so erhaltenen Zahlen können mit der Anzahl der im gleichen Zeitraum abgelegten Eier verglichen werden. Ebenso ist ein Vergleich der allgemeinen Bewegungsaktivität der Falter mit der Fekundität der Weibchen im gleichen Zeitraum möglich (Tab. 4). Aus der Tabelle geht hervor, dass diese drei Grössen miteinander schwach korreliert sind.

Es stellt sich die Frage, ob diese Korrelationen unter allen Bedingungen nachweisbar seien. Die Antwort darauf ist negativ. In kleinen Glasröhrchen

(40 × 20 mm) gehaltene isolierte Falter ohne Eiablagemöglichkeit zeigen einen ähnlichen Tagesrhythmus der Bewegungsaktivität wie die Falterpaare in grösseren Bechern, obwohl sie während des ganzen Lebens keine Eier ablegen. In einem anderen Versuch wurde die Bewegungsaktivität von Falterpaaren in Zuchtbechern mit und ohne grünem Lärchenzweig festgestellt. Die Aktivität ist im ersten Fall zu jeder Tageszeit deutlich grösser, obwohl die Fekundität dieser Weibchen wegen des fehlenden Eiablagestimulus (grüner Zweig) deutlich verringert ist (Abb. 22).

Demnach ist es möglich, Bedingungen zu schaffen, die bewirken, dass keine direkte Korrelation zwischen Bewegungsaktivität und Eiablagetätigkeit besteht.

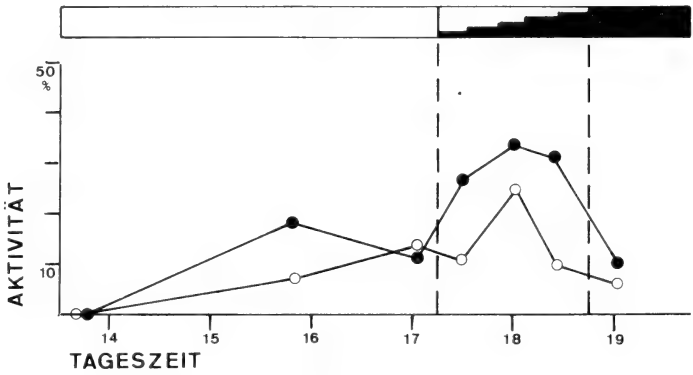


ABB. 22.

Vergleich der Bewegungsaktivität von je 10 Falterpaaren mit (○) und ohne (●) grünem Lärchenzweig. (Temperatur 16,5 ± 0,5°). Fekundität aller Weibchen mit Zweig: 773 Eier, Fekundität aller Weibchen ohne Zweig: 347 Eier.

10.2. ABHÄNGIGKEIT DER FEKUNDITÄT VON DER KÜNSTLICHEN ABENDDÄMMERUNG

Wir wissen, dass die künstliche Abenddämmerung die Bewegungsaktivität, aber auch die Eiablagetätigkeit wesentlich beeinflusst (vgl. Kap. 5). Lässt man die Abenddämmerung ausfallen, so kann man die charakteristische Bewegungsaktivitätsspitze und die verstärkte Eiablagetätigkeit nicht beobachten. Es ist aber denkbar, dass bei dauerndem Fehlen der Abenddämmerung die Dämmerungsaktivität während der Nacht kompensiert wird, wie wir dies bei Vergleichsexperimenten mit einem Laboratoriumsstamm des Apfelwicklers, *Laspeyresia (Carpocapsa) pomonella*, feststellen konnten.

Um diese Frage abzuklären, setzten wir eine Paarserie in eine lichtdichte Kiste, die mit einer Fluoreszenzröhre versehen war. Die Kiste wurde mit einem Ventilator so belüftet, dass, verglichen mit der Klimakammer, in der sich die Kiste befand, keine messbaren Temperatur- und Feuchtigkeitsdifferenzen entstanden. Eine andere Paarserie wurde in der Klimakammer bei gleicher

Lichtintensität und Lichtqualität, aber mit zusätzlicher Abenddämmerung als Kontrolle gehalten.

Die Eizahlen pro Weibchen sind in Tab. 9 aufgeführt. Bei der Kontrolle mit Abenddämmerung ist die durchschnittliche Fekundität nicht grösser als beim Versuch ohne Dämmerung. Bei der Analyse der Eizahlen von 171 Paaren unter gleichen, möglichst optimalen Bedingungen stellte sich aber heraus, dass die statistische Verteilung der Fekunditätswerte der einzelnen Weibchen mit einem

TABELLE 9

Eizahlen im Versuch mit und ohne Dämmerung

	Mit Dämmerung	Ohne Dämmerung
Anzahl geprüfter Paare	49	85
Durchschnittliche Fekundität aller Weibchen, Extrema	54,5 (0—178)	60,0 (0—252)
Anzahl begatteter Weibchen	27 (=55%)	57 (=67%)
Durchschnittliche Fekundität der begatteten Weibchen [1]	90,7	97,9
Anzahl der Weibchen, die keine Eier legten	16 (=33%)	19 (=24%)
Anzahl der Weibchen, die befruchtete Eier legten	24 (=49%)	56 (=66%)

[1] Mit Spermatophore in *Bursa copulatrix*.

$P < 0{,}01$ weder normal noch logarithmisch normal verteilt sind (Abb. 23). Dagegen ist die Fekundität der begatteten Weibchen mit einem $P = 0{,}3$ normal verteilt, weshalb wir hier besonders diese Zahlen betrachten. Die ohne Dämmerung gehaltenen, begatteten Tiere sind nicht weniger fekund als diejenigen der Kontrolle, und es konnten statistisch keine Unterschiede in der Anzahl begatteter Weibchen gefunden werden. Überhaupt scheint der circadiane Lichtwechsel wenig Einfluss auf die Häufigkeit der Kopulationen in einer Paarserie zu haben, weil in einer Paarserie von 21 Paaren bei Dauerdunkel während des ganzen Falterlebens 50% der Weibchen begattet waren, gegenüber 55% in der Kontrolle (29 Paare). Auch die Fekundität scheint nur begrenzt von den Lichtverhältnissen beeinflusst, wie aus Tab. 10 zu entnehmen ist. Bei keinem von 35 histologisch untersuchten Weibchen, die während des ganzen Falterlebens bei Dauerdunkel gehalten worden waren, zeigten sich Eiresorptionserscheinungen, wie dies GEOFFRION (1959) z.B. für *Laspeyresia (Carpocapsa) pomonella* nachwies.

TABELLE 10

Fekundität, Fertilität, Anzahl begatteter Weibchen bei Dauerdunkel, Dauerhell, Dauerdämmerung und Kontrolle

	Dauerdunkel	Dauerhell	Dauer-dämmerung	Kontrolle
Anzahl geprüfter Paare	21	19	19	29
Durchschnittliche Fekundität aller Weibchen	36,1	49,3	45,5	54,4
Extrema	0—119	0—144	0—126	0—170
Anzahl begatteter Weibchen [1]	11	9	10	16
Durchschnittliche Fekundität der begatteten Weibchen	59,7	78,8	75,1	88,5

[1] Weibchen mit Spermatophore in *Bursa copulatrix*.

Die vorliegenden Ergebnisse sind mit Vorsicht zu interpretieren, da ihre Reproduzierbarkeit nicht feststeht; die Streuung der Fekundität ist auch unter möglichst gleichen Aufzuchtbedingungen allgemein gross (Abb. 23). Deshalb verzichten wir auf eine weitere Analyse der Fekundität und Fertilität in Paarserien.

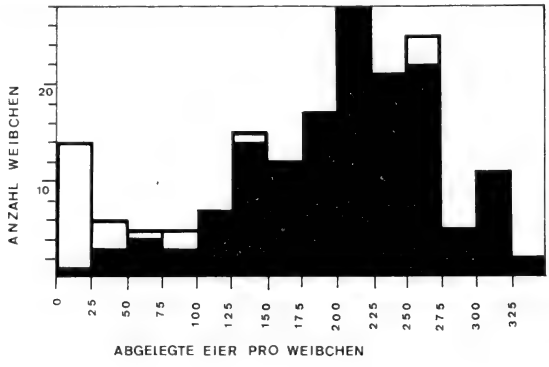


ABB. 23.

Grössenklassen der Fekunditäten von 171 Weibchen (durchschnittliche Fekundität: 185,5; Extrema 0—353 Eier). Davon sind begattet: 150 Weibchen (schwarze Säulen). Ihre durchschnittliche Fekundität beträgt 205 ± 68 Eier. Unbegattet sind 21 Weibchen (weisse Säulen).
Das Zahlenmaterial ist freundlicherweise von G. von Salis zur Verfügung gestellt worden.

Erst wenn Laborstämme und ein gut definierbares Nährmedium zur Verfügung stehen, wird es möglich sein, mit vernünftigem Aufwand gute Ergebnisse zu erhalten.

11. DISKUSSION

Lärchenwicklerfalter zeigen im Laboratoriumsversuch einen ausgeprägten circadianen Rhythmus des Verhaltens. Nicht nur die Bewegungsaktivität ändert sich tagesperiodisch, sondern auch die Eiablagetätigkeit, die Bereitschaft, auf Temperaturänderungen und Lichtwechsel zu reagieren oder zu kopulieren, der physiologische Zustand (Schlaf) und die Antennenstellung. Es gelingt in einigen Fällen, Unabhängigkeit verschiedener Verhaltensweisen voneinander nachzuweisen, z.B. zwischen Bewegungsaktivität und Eiablage. Unabhängigkeit und gleichzeitige Korrelation dieser beiden Verhaltenselemente unter günstigen Umweltbedingungen wurden auch von LOHMANN (1964) bei *Tenebrio molitor* gefunden. Schlaf und Antennenstellung scheinen andererseits voneinander direkt abhängig zu sein, wie dies schon ANDERSEN (1965) für den Fall von *Ephestia (= Anagasta) kühniella* wahrscheinlich machte.

Die Frage nach den Zeitgebern für rhythmisch änderndes Verhalten bleibt offen. Zwar nehmen wir an, dass sowohl eine endogene als auch eine exogene Komponente (Licht) existieren. Aber andere Aussenfaktoren, die sich tagesrhythmisch ändern, wurden nicht auf ihre Zeitgeber-Wirkung geprüft. Bei verschiedenen *Drosophila*-Arten ist es beispielsweise möglich, ein tagesrhythmisches Verhalten der Adulttiere mit Hilfe tagesrhythmisch wechselnder Temperatur bei sonst konstanten Umweltsbedingungen zu erreichen (PITTENDRIGH, 1954; KOCH, 1967; ZIMMERMANN *et al.*, 1968). Die das Verhalten beeinflussende endogene Komponente lässt sich mit verschiedenen Methoden nachweisen: Die Bereitschaft der Falter, auf Temperatursenkungen während der Photophase mit Erhöhung der Bewegungsaktivität zu reagieren, steigt im Laufe des Tages bis zur Abenddämmerung. Ebenso steigt die Bereitschaft, auf zeitlich vorverschobene Abenddämmerung mit Erhöhung der Bewegungsaktivität zu reagieren, je später am Tag die Abenddämmerung einsetzt. Bei *Culex pipiens fatigans* dagegen ist eine zeitliche Vorverschiebung der Schwarmbildung durch entsprechende Vorverschiebung des auslösenden Faktors „Dämmerung" nicht möglich (NIELSEN *et al.*, 1962). Der gezeigte Unterschied zwischen Lärchenwickler und *C. pipiens* mag darauf beruhen, dass der endogene Zeitgeber bei der ersten Art verglichen mit demjenigen der letzteren „schwach" ist (ASCHOFF, 1965). Allerdings führt auch beim Lärchenwickler wohl erst die Synchronisation von Abenddämmerung, Temperatursenkung und endogenem Zeitgeber zu der charakteristischen hohen Dämmerungsaktivität am Abend. Die Abenddämmerung wird somit nicht allein auf Grund der Lichtintensität als solche interpretiert; dies geht schon daraus hervor, dass während der Morgendämmerung keine Aktivitätserhöhung festzustellen ist. Wird die Abenddämmerung unterdrückt und direkt von der Photophase zur

Scotophase umgeschaltet, so fehlt die für die Abenddämmerung charakteristische Aktivitätsspitze. Dies besagt allerdings nicht, dass die Dämmerung auch der exogene Zeitgeber für Dämmerungsverhalten ist. Russ (1966) postulierte für den Springwurmwickler, *Sparganothis pilleriana*, verschiedene tageszeitliche Phasen, die durchlaufen werden müssen, bevor am bestimmten Zeitpunkt eine spezifische Verhaltensweise realisiert wird (Synchronisations-, Prädispositions-, Dispositions-, Realisationsphase). Nach unseren (allerdings nicht reproduzierten) Versuchen sind Fekundität und Anzahl der Kopulationen der Falter bei fehlender Abenddämmerung nicht verringert. Deshalb vermuten wir, dass während der Nacht eine Kompensation des Aktivitätsausfalles (mindestens in Bezug auf die Eiablageaktivität) stattfindet. Weibchen eines seit vielen Jahren von der Firma Maag, Dielsdorf, im Laboratorium gezüchteten Stammes von *Laspeyresia (= Carpocapsa) pomonella* legten die Eier ebenfalls bevorzugt vor und während der künstlichen Abenddämmerung ab. Beim Fehlen der Dämmerung ist die Fekundität jedoch nicht verringert; die Eier werden während der Photo- und Scotophase abgelegt. Bei *Dacus*-Arten werden dagegen durch das Fehlen künstlicher Abenddämmerung Fekundität und Kopulationshäufigkeit vermindert (Roan *et al.*, 1954; Browne, 1956).

Bei *Culex pipiens fatigans* kann das Schwarmverhalten der Männchen durch künstliche Dämmerung ausgelöst werden, aber nur, wenn die Lichtintensität allmählich den Reizschwellenwert erreicht (Nielsen *et al.*, 1962). Beim Lärchenwickler dagegen genügt das direkte Umschalten auf eine niedrige Lichtintensität, um typische Dämmerungsaktivität hervorzurufen. Welche Lichtintensitäten dabei vom Lärchenwickler noch als „Dämmerung" interpretiert werden, wissen wir nicht. Vergleiche des Verhaltens bei konstantem Dämmerlicht von 1 Lux oder 75 Lux liessen jedenfalls keine Unterschiede erkennen. Bei der Abklärung von Reizschwellenwerten ist allerdings zu berücksichtigen, dass Reaktionen eines Lebewesens auf äussere Reize hin meist nicht starr sind, sondern von vielen anderen Faktoren modifiziert oder unterdrückt werden können (vgl. Corbet, 1965; Nielsen *et al.*, 1962; Krogh *et al.*, 1941; Lohmann, 1964; Wilson, 1968). So zeigte sich beim Lärchenwickler in einem anderen Experiment, dass die Reaktionsweise auf Temperaturerhöhung von 10° auf 15° C zu einer bestimmten Tageszeit wesentlich davon abhängt, welchen Temperaturen (und wie lange) der Falter vor dem Experiment ausgesetzt war (vgl. auch Causse *et al.*, 1967; Taylor, 1963). Die Interaktion mehrerer Faktoren, die das Verhalten beeinflussen, erschwert allgemein Verhaltensbeobachtungen. Besonders bei reinen Feldbeobachtungen an Insekten können nicht immer Aufschlüsse über die Wirkung einzelner Faktoren auf das Verhalten erwartet werden. Erst koordinierte Versuche, sowohl im Laboratorium als auch im Feld, werden es in Zukunft ermöglichen, die Bedeutung einzelner Witterungsfaktoren auf das Verhalten und die Fekundität des Lärchenwicklers zu erkennen (vgl. Madge, 1964; Wellington, 1957).

Zusammenfassung

1. Es wird eine Zuchtmethode für den Lärchenwickler beschrieben, welche eine Haltung der Falter auch unter künstlichen Licht- und Temperaturverhältnissen ermöglicht.

2. Wir fanden eine einfache Technik der Verhaltensbeobachtung von Faltern, die sowohl im Freien als auch im Laboratorium angewandt werden kann.

3. Es lässt sich unter Laboratoriumsbedingungen zeigen, dass sich Bewegungsaktivität, Eiablagetätigkeit, Kopulationshäufigkeit, Schlaf und Antennenhaltung tagesrhythmisch ändern.

4. Der circadiane Rhythmus des Verhaltens bleibt zwar bei konstanter Temperatur und wechselnden Lichtbedingungen erhalten, verschwindet dagegen bei Dauertag und Dauernacht. Bei Dauerdämmerung und konstanter Temperatur bleibt der Rhythmus noch drei Tage lang erkennbar, was auf einen endogenen Zeitgeber schliessen lässt. Tag- und Nachtumkehr bewirken eine entsprechende Umkehr des Verhaltensrhythmus; der tägliche Lichtwechsel wirkt demnach als exogener Zeitgeber.

5. Zeitliche Vorverschiebung der Abenddämmerung führt zu einer Verringerung der für diese Phase typischen Bewegungsaktivität; dies ist umso ausgeprägter, je weiter die Dämmerung vorverschoben wird.

6. Ein Temperaturabfall im Bereich von 14—21° C bewirkt während der Photophase Aktivitätszunahme, und zwar umso mehr, je später im Tag der Abfall stattfindet. Nach Erreichen des niedrigeren Temperaturwertes geht die Aktivität wieder zurück. Während der Scotophase bewirkt die Senkung der Temperatur einen proportionalen Abfall der Bewegungsaktivität. Temperaturerhöhung hat im Bereich von 14—21° C während der Photophase keinen nachweisbaren Effekt, während der Nacht bewirkt sie einen proportionalen Aktivitätsanstieg. Die Umweltsbedingungen vor einer Beobachtung können jedoch das Ergebnis wesentlich beeinflussen.

7. Es wurden altersbedingte Änderungen im Verhalten sowie Unterschiede im Verhalten von Männchen und Weibchen gefunden, obwohl gezeigt werden konnte, dass die Falter vom Verhalten ihres Geschlechtspartners im Zuchtbecher beeinflusst werden.

8. Wir fanden Beziehungen zwischen verschiedenen Verhaltenselementen und der Anzahl abgelegter Eier. Korrelationen dieser Art sind jedoch nur schwach. Bei Ausfall der Dämmerung fehlt die typische Dämmerungsaktivität und damit die erhöhte Eiablagetätigkeit; trotzdem scheint in einem Experiment

die Fekundität von Faltern, die ohne Dämmerung gehalten werden, gegenüber den Kontrollen mit Dämmerung nicht geringer zu sein. Wir nehmen deshalb an, dass die Dämmerungsaktivität, bei deren Ausfall, zu anderen Tageszeiten kompensiert wird.

Résumé

Le présent travail expose les résultats d'observations et d'expériences en laboratoire sur le comportement nycthéméral et la fécondité des papillons de la Tordeuse grise du mélèze (*Zeiraphera diniana* Gn.). Ils peuvent être résumés comme suit:

1. Une méthode d'élevage est décrite qui permet de maintenir les papillons dans des conditions artificielles de température et d'éclairement.
2. Une technique simple a été mise au point, qui peut être utilisée pour l'observation du comportement des adultes aussi bien en laboratoire que dans la nature.
3. La motilité des papillons, la ponte, la copulation, le sommeil et la position des antennes sont soumis à un rythme journalier qui se manifeste dans les conditions de laboratoire.
4. Le rythme journalier de comportement, qui se maintient sous des conditions de température constante et d'éclairement alternatif, disparaît par contre à lumière ou à obscurité constantes. Dans des conditions de crépuscule et de température constantes, ce rythme peut être observé durant trois jours, ce qui permet de conclure à l'existence d'un indicateur endogène du temps (= "endogener Zeitgeber"). L'inversion expérimentale du jour et de la nuit provoque un changement correspondant du rythme journalier de comportement, le changement rythmique des conditions de lumière agissant ici comme "Zeitgeber" exogène du rythme.
5. Un décalage du crépuscule entraîne une diminution de la motilité caractéristique de ce moment du jour; cet effet est d'autant plus fort que le décalage du crépuscule est plus avancé.
6. Une chute de température déclenche, pendant la photophase, une augmentation d'activité d'autant plus prononcée que l'on se rapproche de la période du crépuscule. Lorsque le niveau inférieur de température est atteint, l'activité cesse à nouveau. Durant la phase d'obscurité (scotophase), une baisse de température provoque une diminution proportionnelle de l'activité. Une augmentation de la température reste normalement sans effet durant la photophase; elle provoque au contraire une augmentation proportionnelle de l'activité durant la scotophase. Mais les conditions de milieu auxquelles sont soumis les papillons avant une observation peuvent influencer les résultats.

7. On a observé des différences de comportement des adultes en fonction de l'âge et du sexe, bien que, dans nos cages d'élevages, les individus de chaque paire soient influencés par le comportement de leur partenaire de l'autre sexe.

8. On a cherché à établir des relations entre les divers éléments du comportement et le nombre des œufs pondus. Des corrélations ont été mises en évidence, qui apparaissent toutefois faibles. La suppression du crépuscule entraîne celle de l'activité de ponte correspondante. Toutefois, la fécondité d'adultes soumis à un rythme d'éclairement et d'obscurité sans crépuscule ne semble pas différer de façon significative de celles d'individus soumis à un rythme d'éclairement journalier normal. On peut admettre que l'activité crépusculaire de ponte est compensée durant la phase d'obscurité.

Summary

1. A method for the rearing of the larch-bud moth *Zeiraphera diniana* (Gn.) is described which may be used under artificial conditions of light and temperature.

2. A simple technique for observing the behaviour of the adult moths is described. This is suitable for conditions both in the laboratory and in the field.

3. It can be demonstrated under laboratory conditions that certain behavioural elements, movement, copulation, oviposition, sleep and positioning of antennae, are exhibiting circadian rhythms.

4. The circadian rhythms of activity which can be demonstrated under conditions of constant temperature and changing light disappear completely with constant light or constant darkness. On the other hand these rhythms persist for three days under conditions of permanent twilight. Therefore it is concluded that an endogenous time-setter ("Zeitgeber") exists. Inversion of the photophase and scotophase induces a corresponding change in the activity rhythms. Therefore the light-dark cycle functions as an exogenous "Zeitgeber".

5. If artificial twilight begins earlier than normal, the activity typical of this phase is diminished. The greater the advancement of twilight, the more pronounced is the effect.

6. A fall in temperatures within the range 14—21° C during the photophase induces an increase in activity. The earlier this temperature fall begins the less pronounced is its effect. After a deeper temperature level is reached activity decreases again. During the scotophase a decrease in temperature is followed

by a proportional decrease in activity. An increase in temperature during the photophase normally has no visible effect while such an increase during the scotophase induces a proportional increase in activity. It would appear that a change in environmental conditions effected before an experiment begins may influence the results to a great extent.

7. It has been found that behaviour is dependent upon age and sex of moths, though it could also be demonstrated that behaviour is influenced by the sexual partner in the rearing box.

8. Interrelations between different behavioural elements and the number of eggs laid were examined. Certain correlations were found but they appeared to be inconclusive. In the absence of twilight conditions, neither the typical activity of this period nor increased egg laying occur. In spite of this, the fecundity of moths subjected to twilight conditions compared with those denied these conditions does not seem to be higher. It is therefore suggested that the missing twilight activity is compensated for during other periods of the day.

LITERATUR

Andersen, F. 1965. *Population density of grain pests. Sleep in moths.* Årsberetiung Statens Skadedyrlaboratorium. Dänemark. P. 60.

Aschoff, J. 1965. *Circadian Clocks.* North Holland Publishing Company, Amsterdam. 479 pp.

Auer, C. 1961. *Ergebnisse zwölfjähriger quantitativer Untersuchungen der Populationsbewegungen des grauen Lärchenwicklers Zeiraphera griseana Hübner im Oberengadin.* Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchsw. 37: 175-263.

— 1968. *Erste Ergebnisse einfacher stochastischer Untersuchungen über die Ursachen der Populationsbewegung des grauen Lärchenwicklers (Zeiraphera diniana, Gn.) im Oberengadin 1949/66.* Z. angew. Entomol. 59: 187-211.

Ball, H. J. 1965. *Photosensitivity in the terminal abdominal ganglion of Periplaneta americana* (L.). J. Insect Physiol. 11: 1311-1315.

Baltensweiler, W. 1964. *Zeiraphera griseana Hübner (Lepidoptera: Tortricidae) in the European Alps. A Contribution to the problem of Cycles.* Can. Entomologist 96: 792-800.

— 1968. *The cyclic population dynamics of the Grey Larch Tortrix, Zeiraphera griseana Hübner (= Semasia diniana Guénée) (Lepidoptera; Tortricidae).* In: T. Southwood, *Insect Abundance* (4th Symp. Roy. Soc. London); Blackwell Scientific Publications, Oxford: 88-97.

Bassand, D. 1965. *Contribution à l'étude de la Diapause embryonnaire et de l'Embryogenèse de Zeiraphera griseana Hübner (= Z. diniana Guénée) (Lepidoptera: Tortricidae).* Rev. Suisse Zool. 72: 429-542.

Beck, S. D. 1968. *Insect Photoperiodism.* Verl. Academic Press, New York. 288 pp.

Belton, P., R. Kempster und K. Nair, 1967. *A device for programming the intensity of fluorescent lamps.* J. Econ. Entomol. 60: 883-884.

BENZ, G. 1969. *Influence of mating, insemination, and other factors on oögenesis and oviposition in the moth Zeiraphera diniana.* J. Insect Physiol. 15: 55-71.

BISCHOFF, H. 1927. *Biologie der Hymenopteren.* Verl. Springer, Berlin. 598 pp.

BLEST, A. 1960. *The evolution, ontogeny and quantitative control of the settling movements of some new world saturniid moths, with some comments on distance communication by honeybees.* Behav. 16: 188-253.

BOZLER, E. 1926. *Experimentelle Untersuchungen über die Funktion der Stirnaugen der Insekten.* Z. vergl. Physiol. 3: 145-182.

BRENNAN, J. und R. HARWOOD. 1953. *A preliminary report on the laboratory colonisation of the mosquito, Culex tarsalis Coquillet.* Mosquito News 13: 153-157.

BROWNE, L. B. 1956. *The effect of light on the fecundity of the Queensland fruit fly Strumeta tryoni (Trogg).* Austral. J. Zool. 4: 125-145.

BURMANN, K. 1965. *Beobachtungen über Massenflüge des grauen Lärchenwicklers Zeiraphera diniana Gn.* Anz. f. Schädlingskunde 38: 4-7.

CAUSSE, R. und M. FERON, 1967. *Mise en évidence d'un rythme nycthéméral d'activité sexuelle chez la mouche méditerranéenne des fruits, Ceratitis capitata Wiedemann.* Réunion ann. Zoologistes agric. franç. Colmar, 15-17 mars 1967.

CLARK, L., P. GEIER, R. HUGHES und R. MORRIS, 1967. *The ecology of insect populations in theory and practice.* Verl. Methuen, London. 232 pp.

CORBET, P. S. 1965. *Asymmetry in eocrepuscular diel periodicities of Insects.* Can. Entomologist 97: 878-880.

EDWARDS, D. K. 1960. *Effects of experimentally altered unipolar air ion density upon the amount of activity of the blowfly, Calliphora vicina R. D.* Can. J. Zool. 38: 1079-1091.

— 1961. *Activity of two species of Calliphora (Diptera) during barometric pressure changes of natural magnitude.* Can. J. Zool. 39: 623-635.

— 1962. *Laboratory determinations of the daily flight times of separate sexes of some moths in naturally changing light.* Can. J. Zool. 40: 511-530.

— 1964*a*. *Light-dark adaptation and „glow" in abnormal moth eyes without pigment.* Nature 202: 621-622.

— 1964*b*. *Activity rhythms of lepidopterous defoliators. II. Halisidota argentata Pack. (Arctiidae), and Nepytia phantasmaria Stkr. (Geometridae).* Can. J. Zool. 42: 939-958.

FRISCH, K. VON, 1965. *Tanzsprache und Orientierung der Bienen.* Verl. Springer, Berlin. 578 pp.

GAERDEFORS, D. 1964. *The influence of rapid temperature changes on the activity of Chorthippus albomarginatus De Geer (Acrididae, Orth.).* Entomol. exp. et appl. 7: 71-84.

GEOFFRION, R. 1959. *Etude biologique de la Cochylis et de l'Eudemis (Clysia ambiguella Hb et Polychrosis botrana Schiff.) dans les vignobles du val de Loire et recherches expérimentales sur la fécondité de la Cochylis et du Carpocapse (Laspeyresia pomonella L.).* Dissertation Poitiers, Imprim. de l'Anjou, Angers (France).

HADORN, E. 1955. *Letalfaktoren und ihre Bedeutung für Erbpathologie und Genphysiologie der Entwicklung.* Verl. Georg Thieme, Stuttgart. 338 pp.

HARKER, J. E. 1956. *Factors controlling the diurnal rhythm of activity in Periplaneta americana* (L.). J. exp. Biol. 33: 224-234.

KAUFMANN, O. 1932. *Einige Bemerkungen über den Einfluss von Temperaturschwankungen auf die Entwicklungsdauer und Streuung bei Insekten und seine graphische Darstellung durch Kettenlinie und Hyperbel.* Z. Morph. Oekol. Tiere 25: 353-361.

KOCH, R. 1967. *Tagesperiodik der Aktivität und der Orientierung nach Wald und Feld von Drosophila subobscura und D. obscura.* Z. vergl. Physiol. 54: 353-394.

KROGH, A. und G. ZEUTHEN, 1941. *The mechanism of flight preparation in some insects.* J. exp. Biol. 181: 1-10.

KUEHNELT, W. 1965. *Grundriss der Oekologie, unter besonderer Berücksichtigung der Tierwelt.* Verl. Gustav Fischer. 402 pp.

LEVIN, J., H. KUGLER und H. BARNETT, 1958. *An automation system for insectaries.* J. Econ. Entomol. 51: 108-111.

LEWIS, T. und L. R. TAYLOR, 1965. *Diurnal periodicity of flight by insects.* Trans. Roy. Entomol. Soc. London 116: 393-479.

LOHMANN, M. 1964. *Der Einfluss von Beleuchtungsstärke und Temperatur auf die tagesperiodische Laufaktivität des Mehlkäfers, Tenebrio molitor* L. Z. vergl. Physiol. 49: 341-389.

MADGE, D. S. 1964. *The light reactions and feeding activity of larvae of the cutworm Tryphaena pronuba* L. *(Lep., Noctuidae). Part. II. Field investigations.* Ent. exp. et appl. 7: 105-114.

MAKSYMOV, J. K. 1959. *Beitrag zur Biologie und Oekologie des grauen Lärchenwicklers Zeiraphera griseana (Hb.) (Lepidoptera, Tortricidae) im Engadin.* Mitt. Schweiz. Anst. forstl. Versuchsw. 35: 277-313.

MAW, M. G. 1965. *Effects of air ions on duration and rate of sustained flight of the Blowfly, Phaenicia sericata Meigen.* Can. Entomologist 97: 552-556.

MUENCHBERG, P. 1966. *Zum morphologischen Bau und zur funktionellen Bedeutung der Ocellen der Libellen.* Beitr. Entomol. 16: 221-249.

NAEGELI, W. 1929. *Die Eiablage des grauen Lärchenwicklers (Grapholitha diniana Gn.).* Mitt. Schweiz. Centr. forstl. Versuchsw. 15: 293-304.

NIELSEN, H. T. und E. T. NIELSEN, 1962. *Swarming of mosquitoes. Laboratory experiments under controlled conditions.* Entomol. exp. et appl. 5: 14-32.

NOWOSIELSKI, J. und R. PATTON, 1963. *Studies on circadian rhythm of the house cricket, Gryllus domesticus* L. J. Insect Physiol. 9: 401-410.

PITTENDRIGH, C. 1954. *On the temperature independence in the clock system controlling emergence time in Drosophila.* Proc. Nat. Acad. Sci., Wash. 40: 1018-1029.

ROAN, C. C., N. E. FLITTERS und C. J. DAVIS, 1954. *Light intensity and temperature as factors limiting the mating of the oriental fruit fly.* Ann. Entomol. Soc. Am. 47: 593-594.

RUCK, P. 1961. *Electrophysiology of the insect dorsal ocellus.* J. general Physiol. 44: 605-657.

RUSS, K. 1966. *Untersuchungen über die Abhängigkeit der Sexualbiologie des Springwurmwicklers Sparganothis pilleriana Schiff. von diurnalen Licht-Dunkel-Situationen.* Pflanzenschutzber. 34: 161-190.

SAVARY, A. und M. BAGGIOLINI, 1957. *Contribution à l'étude de la lutte contre le Carpocapse des pommiers et des poiriers (Enarmonia pomonella* L.*).* Ann. agr. Suisse 56: 827-864.

SCHOONHOVEN, L. 1967. *Some cold receptors in larvae of three Lepidoptera species.* J. Insect Physiol. 13: 821-826.

SCHULZE, H. 1924. *Ueber die Fühlerhaltung von Habrobracon ; zugleich ein Beitrag zur Sinnesphysiologie und Psychologie dieser Schlupfwespe.* Zool. Anz. 61: 122-134.

SHIBATA, B. 1952. *Ecological studies of plant lice. VI. With reference to experimental production of males.* Bull. Utsonomiya Univ. Coll. Agric. N.S. 1: 307-318. Zitiert in A. LEES, 1966. Adv. Insect Physiol. 3: 207-277.

TAYLOR, L. R. 1963. *The mode of action of weather on insect flight.* Biometeorology II. Proc. 3rd Int. Biom. Congr.: 579-582.

THOMANN, H. 1929. *Der graue Lärchenwickler (Semasia diniana Gn.).* Jahrb. Nat. Ges. Graubünden 66: 1-44.

VAN CASSEL, M. 1967. *Contribution à l'étude du rôle des yeux et des ocelles dans la prise et le maintien du rythme d'activité locomotrice circadien chez Periplaneta americana.* Réunion ann. Zoologistes agric. franç. Colmar, 15-16 mars 1967.

WELLINGTON, W. 1957. *The synoptic approach to studies of insects and climate.* Ann. Rev. Entomol. 2: 143-162.

WEVER, R. 1965. *A mathematical model for circadian rhythms.* In: ASCHOFF, 1965: 47-63.

WIESMANN, R. 1937. *Zur Diapause der Kirschfliege, Rhagoletis cerasi* L. Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 16: 727-729.

WIGGLESWORTH, V. B. 1965. *Principles of Insect Physiology.* Verl. Methuen & Co, London. 741 pp.

WILSON, D. M. 1968. *The nervous control of insect flight and related behaviour.* Adv. Insect Physiol. 5: 289-338.

ZECH, E. 1955. *Die Flugzeiten des Apfelwicklers im Jahre 1954 und der Flugverlauf während der Abende und Nächte.* Nachrichtenbl. deutsch. Pfl. sch. dienst 9: 29-33.

ZIMMERMANN, W., C. PITTENDRIGH und T. PAVLIDES, 1968. *Temperature compensation of the circadian oscillation in Drosophila pseudoobscura and its entrainement by temperature cycles.* J. Insect Physiol. 14: 669-684.

Tome 76, n° 6 — Mars 1969

Espèces nouvelles de *Pseudosinella* cavernicoles

(Insecta: Collembola)

par

Hermann GISIN et Maria Manuela da GAMA
Muséum d'Histoire naturelle de Genève
et
Musée Zoologique de l'Université de Coimbra

Avec 31 figures dans le texte.

SOMMAIRE

INTRODUCTION 144

DESCRIPTIONS DES ESPÈCES 145

1. *Pseudosinella infrequens* n. sp. 145
2. *Pseudosinella impediens* n. sp. 147
3. *Pseudosinella barcelonensis* n. sp. 149
4. *Pseudosinella subinflata* n. sp. 151
5. *Pseudosinella balazuci* n. sp. 153
6. *Pseudosinella centralis* n. sp. 155
7. *Pseudosinella salisburgiana* n. sp. 157
8. *Pseudosinella oxybarensis* n. sp. 160
9. *Pseudosinella melatensis* n. sp. 163
10. *Pseudosinella encrusae* n. sp. 164
11. *Pseudosinella huescensis* n. sp. 165
12. *Pseudosinella superoculata* n. sp. 167
13. *Pseudosinella dodecopsis* n. sp. 168
14. *Pseudosinella dodecophthalma* n. sp. 170
15. *Pseudosinella substygia* n. sp. 171
16. *Pseudosinella decepta* n. sp. 173
17. *Pseudosinella intemerata* n. sp. 175
18. *Pseudosinella theodoridesi* n. sp. 176

INTRODUCTION

Après la disparition du Dr Hermann Gisin, la Direction du Muséum d'Histoire naturelle de Genève m'a confié l'honorable et difficile devoir de m'occuper des travaux scientifiques qu'il a laissés inachevés. C'est pourquoi je poursuis ses recherches sur le genre *Pseudosinella*, sur lequel M. Gisin avait déjà travaillé pendant plusieurs années, ayant laissé de nombreuses données sous forme de notes et de dessins au crayon. Tous ces précieux documents contiennent beaucoup de nouveaux caractères taxonomiques très intéressants et des vues originales sur les relations évolutives entre les espèces, déjà publiés en partie, et représentent un travail énorme, auquel il s'était consacré avec sa profonde intelligence, sa vaste culture et sa longue expérience.

Sa première publication traitant uniquement de *Pseudosinella* — espèces nouvelles et lignées évolutives de *Pseudosinella* endogés — a paru en 1967, quoique, auparavant, il ait donné d'autres contributions plus ou moins isolées à l'étude de ce genre, dans le contexte de plusieurs articles sur des espèces d'autres genres de Collemboles, dont les dernières (GISIN 1963a, 1963b, 1964c et 1965b) révèlent déjà la découverte de caractères taxonomiques originaux.

Dans la suite de ce travail, le dernier qu'il a publié, s'inscrit la présente publication, qui comprend les descriptions de 18 espèces nouvelles de *Pseudosinella* troglobies, auxquelles on a ajouté quelques considérations systématiques et évolutives. Malheureusement, l'état de conservation des spécimens ne permet pas toujours l'examen de certaines particularités de valeur taxonomique, comme, par exemple, les sensilles antennaires et la chétotaxie des plaques dorsoapicales du manubrium. Dans la formule correspondante à la distribution des macrochètes dorsaux, le troisième chiffre représente le macrochète céphalique dorsolatéral, près duquel on trouve toujours une trichobothrie (figs. 7, 10, 19 et 26) plus courte que la trichobothrie céphalique dorsolatérale de *Pseudosinella gamae* GISIN, 1967c (page 18, fig. 17).

Le premier groupe d'espèces comprend *Ps. infrequens* n. sp., *Ps. impediens* n. sp., *Ps. barcelonensis* n. sp., *Ps. subinflata* n. sp., *Ps. balazuci* n. sp., *Ps. centralis* n. sp., *Ps. salisburgiana* n. sp., *Ps. oxybarensis* n. sp., *Ps. melatensis* n. sp. et *Ps. encrusae* n. sp., qui sont probablement des représentants de la lignée généalogique de *Pseudosinella* dont l'espèce-mère est *Lepidocyrtus pallidus* REUTER emend. GISIN, 1965a: p présent sur l'abd. II, r rudimentaire sur la base du labium (GISIN, 1967c: 7, 20). L'ancêtre de la lignée généalogique à laquelle appartiennent *Ps. huescensis* n. sp., *Ps. superoculata* n. sp., *Ps. dodecopsis* n. sp., *Ps. dodecophthalma* n. sp. et *Ps. decepta* n. sp. doit être *Lepidocyrtus pseudosinelloides* GISIN, 1967b: p absent sur l'abd. II, R cilié sur la base du labium. Il se peut que *Ps. theodoridesi* n. sp. représente une lignée à part, tandis que la position généalogique de *Ps. substygia* n. sp. et de *Ps. intemerata* n. sp. est plutôt douteuse.

Toutes ces espèces avaient été nommées par M. Gisin, qui en avait également désigné les types.

Une partie du matériel qui fait l'objet de cette publication appartient à la collection Biospeologica, les autres sources étant les récoltes du Spéléoclub de Dijon et de plusieurs autres spéléologues, qui sont mentionnés dans le chapitre des stations correspondantes à chaque espèce.

J'ai pleine conscience que si M. Gisin avait pu continuer son travail, il l'aurait fait incomparablement mieux que moi, et je prie les collembologistes de me considérer comme seule responsable de ce qu'il peut y avoir de moins positif. Je voudrais que cette publication et les autres que j'ai l'intention de faire paraître sur la Systématique et l'Evolution des *Pseudosinella* représentent l'hommage le plus reconnaissant à la mémoire de celui qui a été pour moi un vrai Maître et un grand Ami.

* * *

J'exprime mes meilleurs remerciements au Dr K. Christiansen, qui m'a si aimablement reçu au Laboratoire Souterrain du C.N.R.S. à Moulis, où nous avons discuté quelques problèmes concernant les *Pseudosinella*, et qui m'a fourni une grande partie de son matériel de ce genre.

Je remercie beaucoup le Dr B. Hauser et le Dr V. Aellen, qui ont mis à mon entière disposition tous les matériaux et toutes les notes posthumes du Dr Gisin, et m'ont accordé beaucoup de facilités de publication de ce travail dans la Revue suisse de Zoologie.

Que M. G. Dajoz accepte aussi tous mes remerciements pour avoir voulu si aimablement préparer les dessins pour le clichage.

MARIA MANUELA DA GAMA

DESCRIPTIONS DES ESPÈCES

1. **Pseudosinella infrequens** n. sp.

Figs. 1 et 2

Taxonomie et évolution :

La position généalogique de *Ps. infrequens* n. sp. est difficile à établir. Si on la place dans le groupe *decipiens*, c'est l'espèce qui, dans ce groupe, a le nombre le moins élevé de macrochètes de chaque côté du th. II (1) et dont le th. III n'en a point (fig. 1), comme c'est aussi le cas pour *Ps. impediens* n. sp. C'est également la seule espèce, chez laquelle, le microchète a de l'abd. II n'est pas transformé en macrochète, et le macrochète accompagnant habituellement la trichobothrie

antérieure de l'abd. IV manque, ainsi que la soie accessoire s de l'abd. IV. La plupart de ces caractères, ainsi que la conformation de la griffe (fig. 2), sont probablement des caractères primitifs, qui se retrouvent chez *Lepidocyrtus pallidus* REUTER emend. GISIN, 1965a, l'espèce-mère de la lignée généalogique de *Pseudosinella* (GISIN 1967c: 7, 20) dont la nouvelle espèce doit être un représentant.

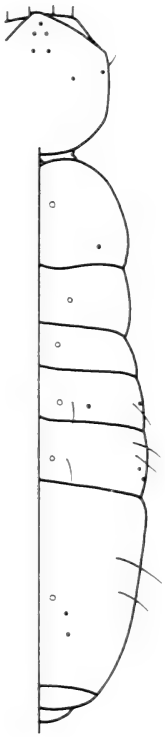


FIG. 1.
Pseudosinella infrequens n. sp. Répartition des macrochètes, des trichobothries et des pseudopores dorsaux.

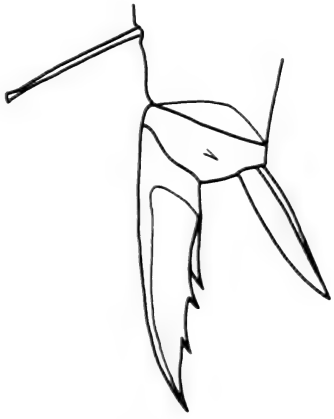


FIG. 2.
Pseudosinella infrequens n. sp.
Griffe III, face antérieure.

Néanmoins, on pourrait éventuellement rattacher généalogiquement *Ps. infrequens* n. sp. au groupe *picta-octopunctata*, dont les espèces ne possèdent pas la soie accessoire s sur l'abd. IV (GISIN 1967c: 9, 10 et 20). Les détails chétotaxiques sont en effet presque identiques chez *Ps. picta* BÖRNER emend. GISIN, 1967c et la nouvelle espèce, sauf en ce qui concerne les macrochètes de l'abd. IV (le macrochète accompagnant habituellement la trichobothrie antérieure de ce tergite est présent chez *Ps. picta)* et la chétotaxie de la base du labium, qui est cependant identique à celle de *Ps. octopunctata* BÖRNER, 1901 (chez cette espèce, et chez *Ps. infrequens* n. sp., il n'y a qu'un seul poil M, tandis que *Ps. picta* possède M_1 et M_2).

L'existence d'une seule soie labiale M éloigne encore la nouvelle espèce de celles du groupe *decipiens*, ainsi que la structure des soies labiales qui, à l'excep-

tion de r rudimentaire, sont ciliées. Chez les espèces cavernicoles du groupe *decipiens*, toutes les soies de la base du labium sont lisses ($m_1m_2rel_1l_2$).

Description :

Taille: 0,76-0,78 mm. Pigment et yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 1,2. Articles antennaires sans écailles. Macrochètes dorsaux: R011/10/0100+2, dont la disposition est indiquée sur la fig. 1. Les 2 macrochètes de l'abd.IV occupent une position très particulière, étant situés postérieurement au pseudopore (fig. 1). Chétotaxie de l'abd. II:?aBq. Le poil p est très probablement développé chez cette espèce, mais le petit nombre de spécimens examinés ne nous a pas permis son observation. Base du labium: $MrEL_1L_2$; tous ces poils, à l'exception de r, qui est rudimentaire, sont distinctement ciliés. Soie accessoire s de l'abd. IV absente. Dent impaire de la griffe (fig. 2) située à environ 75% de la crête interne. Les deux dents proximales naissent à des niveaux différents, et présentent la même taille, qui est également identique à celle de la dent impaire. Empodium voir fig. 2. Ergot tibiotarsal spatulé (fig. 2).

Station :

Grotte près d'Alhama de Murcia, à 30 km de Murcia, Espagne, sur du guano de chauves-souris, 2 exemplaires, leg. Strinati, 11-12. VII. 1952 (Lg 1).

Types :

L'holotype et le paratype, montés en préparations, sont déposés respectivement au Muséum d'Histoire naturelle de Genève, et au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

2. **Pseudosinella impediens** n. sp.

Figs. 3 et 4

Taxonomie :

Ce sont les macrochètes thoraciques, correspondant à la formule 20, qui différencient essentiellement *Ps. impediens* n. sp. des autres espèces connues du groupe *decipiens*.

Description :

Taille: 0,8-1,2 mm. Pigment et yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 1,5. L'organe antennaire III est pourvu de deux sensilles ovoïdes. Antennes sans écailles. Macrochètes dorsaux: R001/20/0201+2, dont la disposition est indiquée sur la fig. 3. Le macrochète latéral du th. II est plus petit que le

médial. Chétotaxie de l'abd. II : pABq. Base du labium : $m_1m_2rel_1l_2$; tous les poils sont rugueux à l'immersion, sauf le r qui est rudimentaire. Soies accessoires de l'abd. IV comprenant une soie s. Chacune des plaques dorsoapicales du manubrium pourvue de 2 poils internes et de 3 poils externes par rapport aux deux pseudopores. Dent impaire de la griffe située à environ 70% de la crête interne et ayant à peu près la même taille de la dent proximale antérieure (fig. 4). La dent

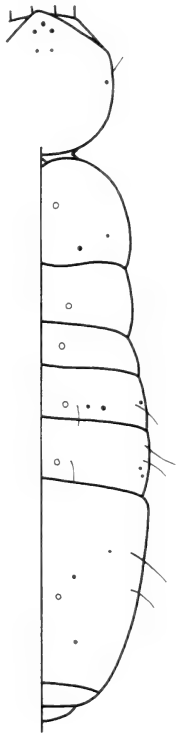


FIG. 3.
Pseudosinella impediens n. sp. Répartition des macrochètes, des trichobothries et des pseudopores dorsaux.

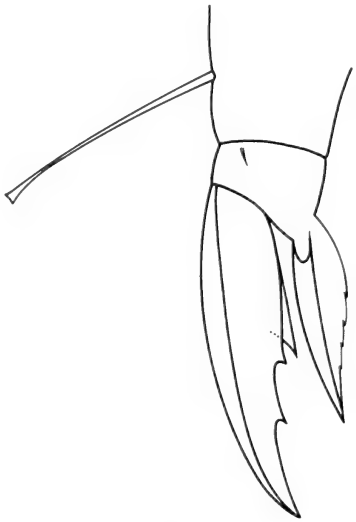


FIG. 4.
Pseudosinella impediens n. sp.
Griffe III, face antérieure.

proximale postérieure est plus basale et plus développée que l'antérieure, qui est située à environ 50% de la crête interne, mais leurs pointes arrivent au même niveau. Le bord externe de l'empodium est finement denticulé à l'immersion (fig. 4). Ergot des tibiotarses spatulé (fig. 4). Dent apicale du mucron un peu plus longue que l'anteapicale.

Stations :

1) Grotte de la Carrière — Riverenert, Ariège, France, 8 spécimens, leg. M[lle] L. Gubaro, 18. I. 1962, transmis par Cassagnau (station de l'holotype).

2) Grotte Miguet, Saint-Lizier, Ariège, 7 exemplaires, 8. IV. 1968, coll. Christiansen.

Types :

L'holotype, monté sur lame, est déposé au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Quelques paratypes, en alcool, se trouvent au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse et au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

3. **Pseudosinella barcelonensis** n. sp.

Fig. 5

Taxonomie et évolution :

Ce sont surtout les caractères chétotaxiques, récemment découverts par M. GISIN, qui permettent de mettre en évidence les affinités généalogiques entre la nouvelle espèce et *Ps. tarraconensis* BONET, 1929. En effet, la formule des macrochètes dorsaux est presque identique chez ces deux espèces, sauf en ce qui concerne le th. II. Ce tergite thoracique possède 4 macrochètes de chaque côté chez *Ps. barcelonensis* n. sp., tandis que chez *Ps. tarraconensis*, le même tergite n'en a que 3. Les deux espèces présentent également la même chétotaxie de l'abd. II et du labium, ainsi que la soie accessoire s de l'abd. IV.

La griffe des deux espèces diffère par les caractères suivants: les dents proximales antérieure et postérieure naissent à des niveaux plus différents chez la nouvelle espèce (fig. 5) que chez *Ps. tarraconensis*, la dent proximale postérieure étant plus développée chez cette dernière espèce que chez *Ps. barcelonensis* n. sp.; ainsi, chez l'espèce de BONET, l'apex de la dent proximale postérieure arrive presque au niveau de la dent impaire, tandis que chez la nouvelle espèce, il est loin d'atteindre ce niveau. Chez *Ps. barcelonensis* n. sp., la dent impaire est située à environ 60% de la crête interne, tandis que chez *Ps. tarraconensis*, la même dent se situe à environ 50%. Il se peut donc que la griffe de *Ps. barcelonensis* n. sp. soit un peu moins évoluée que celle de *Ps. tarraconensis*.

Ps. barcelonensis n. sp. est aussi voisin de *Ps. virei* ABSOLON, 1901 [1], partageant avec lui plusieurs caractères non adaptatifs: chétotaxie de l'abd. II, présence de la soie accessoire s de l'abd. IV et la chétotaxie de la base du labium. La formule des macrochètes dorsaux sur le th. III et sur les segments abdominaux est identique chez les deux espèces, tandis que sur la tête et sur le th. II le nombre de macrochètes est différent: chez *Ps. barcelonensis* n. sp., les macrochètes céphaliques correspondent à la formule R111, tandis que chez *Ps. virei*, les paires de macrochètes S et T (GISIN 1967c: 4) manquent: R001. Sur le th. II, *Ps. barcelonensis* n. sp. a 4 macrochètes de chaque côté, et *Ps. virei* n'en a que 3.

[1] Monsieur GISIN avait récemment reétudié cette espèce d'après des topotypes, et du matériel provenant de nombreuses localités.

La griffe de *Ps. virei* (fig. 6), avec la dent proximale postérieure beaucoup plus développée et la dent impaire plus proximale, a dû atteindre un état plus évolué que celle de *Ps. barcelonensis* n. sp. (fig. 5). Par contre, la chétotaxie céphalique et thoracique semble être plus primitive chez *Ps. virei.*

FIG. 5.
Pseudosinella barcelonensis n. sp.
Griffe III, face antérieure.

FIG. 6.
Pseudosinella virei
Griffe III, face antérieure.

Description :

Taille: 2,3-2,4 mm. Pigment et yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 2,2. Sensilles de l'organe antennaire III en forme de bâtonnets cylindriques. Les articles antennaires sont dépourvus d'écailles. Macrochètes dorsaux: R111/42/0201+2. Les quatre macrochètes de chaque côté du th. II présentent la même disposition que chez *Ps. balazuci* n. sp. (fig. 9). Disposition des macrochètes de l'abd. IV voir figs. 3 et 18. Chétotaxie de l'abd. II: pABq. Base du labium: $m_1m_2rel_1l_2$; ces soies sont lisses ou faiblement rugueuses et r est rudimentaire. Soies accessoires de l'abd. IV comprenant une soie s. Dent impaire de la griffe située à environ 60% de la crête interne (fig. 5). La dent proximale postérieure naît à un niveau plus proximal que la dent proximale antérieure, mais leurs pointes arrivent à peu près au même niveau, n'atteignant pas néanmoins le niveau de la dent impaire; la dent proximale antérieure est plus grande que la dent impaire. Empodium en forme de lancette (fig. 5). Ergot des tibiotarses pointu (fig. 5). Dent apicale du mucron un peu plus grande que l'anteapicale.

Station :

Cova de la Fou de Montaner, Vallirana, San Feliu de Llobregat, Barcelona, Espagne, 2 exemplaires, 11. X. 1910 (Biospeologica nº 402).

Types :

L'holotype, monté sur lame, est déposé au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Le paratype, en préparation, se trouve au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse.

4. **Pseudosinella subinflata** n. sp.

Figs. 7 et 8

Taxonomie et évolution :

Comme le nom veut l'indiquer, cette nouvelle espèce est très voisine de *Ps. inflata* BONET, 1931, dont elle se sépare par la position plus proximale de la dent impaire de la griffe (cette dent est située à environ 45%-50% chez *subinflata* et à environ 60% chez *inflata*), et par la taille relative des dents de la paire proximale de la griffe, qui sont subégales chez l'espèce de BONET, tandis que chez la nouvelle espèce, la dent proximale postérieure est deux fois plus grande que la proximale antérieure (fig. 8).

Nous avons examiné un topotype de *Ps. inflata* de la collection de BONET, chez lequel les caractères de la chétotaxie concordent en général avec ceux de *Ps. subinflata* n. sp.

Les caractères non adaptatifs de la nouvelle espèce sont aussi identiques à ceux de *Ps. tarraconensis*, mais il y a des différences concernant la conformation de la griffe entre les deux espèces: chez *Ps. subinflata* n. sp., l'apex des dents de la paire proximale est beaucoup moins dirigé vers la dent impaire que chez *Ps. tarraconensis*, n'arrivant pas au niveau de son apex (fig. 8); par contre, chez cette espèce de BONET, la dent proximale postérieure atteint presque le niveau de l'apex de la dent impaire; en outre, la griffe de *Ps. tarraconensis* est moins trapue que celle de la nouvelle espèce.

On peut encore placer *Ps. dobati* GISIN, 1965b dans le voisinage de *Ps. subinflata* n. sp. En effet, ces deux espèces semblent se distinguer principalement par la conformation de la griffe, dont la dent proximale antérieure et la dent impaire ont la même taille chez *Ps. dobati*, et par un détail de la chétotaxie labiale: M_1 est cilié chez cette espèce et lisse chez *Ps. subinflata* n. sp.

Les différences fondamentales entre la nouvelle espèce et *Ps. virei* concernent surtout la chétotaxie céphalique, pour ne pas parler de quelques détails de la conformation de la griffe (figs. 6 et 8).

Toutes ces espèces doivent être voisines généalogiquement, et encore à peu près du même niveau adaptatif.

Description :

Taille: 1,6-2,4 mm. Pigment et yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 1,8. L'organe antennaire III est pourvu de deux sensilles cylindriques. Antennes sans écailles. Macrochètes dorsaux: R111/32/0201+2. La disposition des macrochètes céphaliques est indiquée sur la fig. 7, qui représente également la trichobothrie céphalique dorsolatérale; il faut remarquer que les macrochètes

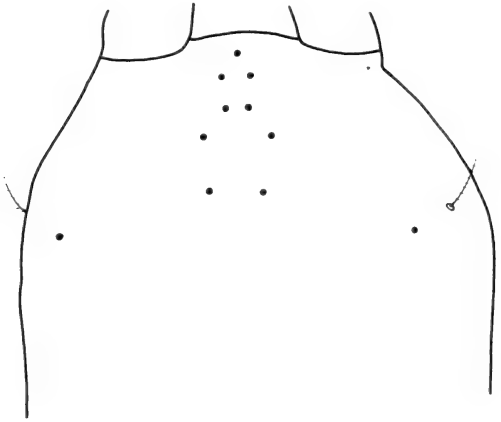


FIG. 7.
Pseudosinella subinflata n. sp. Répartition des macrochètes et des trichobothries céphaliques.

FIG. 8.
Pseudosinella subinflata n. sp. Griffe III, face antérieure.

S sont beaucoup plus écartés entre eux que les macrochètes R. Disposition des macrochètes de l'abd. IV voir figs. 3 et 18. Chétotaxie de l'abd. II: pABq. Base du labium: $m_1m_2rel_1l_2$; tous ces poils, à l'exception de r qui est rudimentaire, sont le plus souvent lisses ou faiblement rugueux à l'immersion; mais chez les exemplaires des stations 3 et 4, M_1 est parfois cilié. Soie accessoire s de l'abd. IV présente. Chacune des plaques dorsoapicales du manubrium est pourvue de 2 poils internes et de 4-5 poils externes par rapport aux 2 pseudopores. Griffe trapue (fig. 8) avec la dent impaire située à environ 45-50% de la crête interne. Les dents de la paire proximale naissent au même niveau, la postérieure, qui est aussi développée que chez *virei* (fig. 6), étant deux fois plus grande que l'antérieure. L'apex de ces deux dents n'arrive pas de loin au niveau de celui de la dent impaire, qui est deux fois plus petite que la dent proximale antérieure. Empodium lancéolé (fig. 8). Ergot tibiotarsal pointu (fig. 8). La dent apicale du mucron est plus grande que l'anteapicale.

Stations :

1) Grotte d'Iribery, Bustince-Iribery, Saint-Jean-Pied-de-Port, Basses-Pyrénées, France, 6 exemplaires, 12. VIII. 1926 (Biospeologica n° 1286 — station de l'holotype).

2) Idem, 5 exemplaires, 11. VIII. 1913 (Biospeologica n° 643).

3) Grotte Chapeau Gendarme, Basses-Pyrénées, 4 exemplaires, 8. IV. 1968, coll. Christiansen.

4) Grotte Pustineck, Basses-Pyrénées, 5 exemplaires, 8. IV. 1968, coll. Christiansen.

5) Cueva de Martinchurito I, Larraun, Pamplona, Navarra, Espagne, 1 exemplaire, 9. XI. 1917 (Biospeologica n° 870).

6) Idem, 7 exemplaires, 22. VIII. 1919 (Biospeologica n° 951).

Types :

L'holotype, monté sur lame, et quelques paratypes, en préparations et en alcool, sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Quelques paratypes, conservés en alcool, se trouvent au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse. D'autres paratypes, en préparations et en alcool, se trouvent au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

5. **Pseudosinella balazuci** n. sp.

Figs. 9, 10 et 11

Taxonomie et évolution :

Ps. balazuci n. sp. semble être, dans le groupe *virei*, une espèce très évoluée, comme le montrent les caractères non adaptatifs ainsi que les adaptatifs. La dent proximale postérieure de la griffe (fig. 11) est très développée, presque aussi développée que chez *Ps. virei* (fig. 6), arrivant presque au niveau de la dent impaire, qui est encore plus proximale que chez *Ps. virei*. Chez cette espèce, la dent impaire est située à environ 45% de la crête interne, tandis que chez *Ps. balazuci* n. sp., la même dent se situe à environ 38% (évolution vers le type de griffe de *Ps. unguiculata* BONET, 1929). Mais la forme de l'empodium, dont le bord interne n'est pas échancré dans sa moitié distale, sépare la nouvelle espèce des espèces du groupe *unguiculata*.

Les particularités de la chétotaxie qui distinguent les deux espèces sont les suivantes: les macrochètes céphaliques correspondent à la formule R221 chez *Ps. balazuci* n. sp. (fig. 10) et à R001 chez *Ps. virei*. On va trouver une chétotaxie céphalique identique à la nouvelle espèce chez *Ps. pyrenaea* BONET, 1931, qui a

une griffe beaucoup plus évoluée, sans dent impaire. De chaque côté du mésothorax et du métathorax, la nouvelle espèce possède respectivement 4 et 3 macrochètes (fig. 9), contre 3 et 2 chez *Ps. virei*. C'est intéressant de remarquer que *Ps. balazuci* n. sp. est la seule espèce connue, qui a 3 macrochètes de chaque côté du th. III. D'autre part, sur l'abd. IV, il y a un macrochète en plus chez la nouvelle espèce, ce qui répond à la formule 1+3, contre 1+2 chez *Ps. virei*.

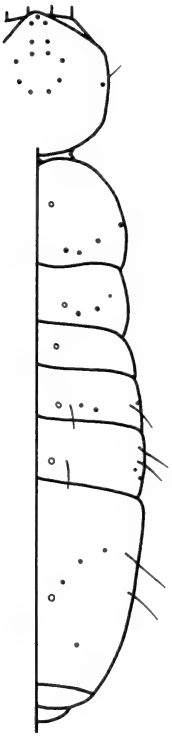


FIG. 9.
Pseudosinella balazuci n. sp. Répartition des macrochètes, des trichobothries et des pseudopores dorsaux.

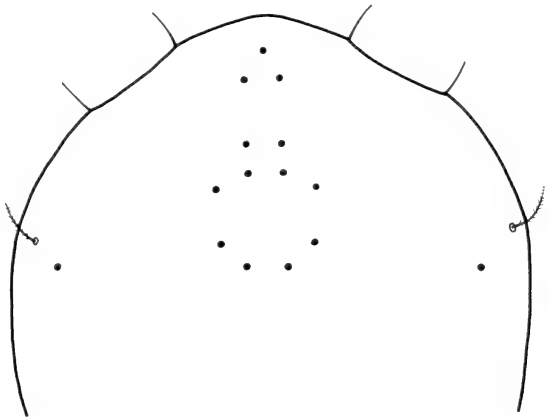


FIG. 10.
Pseudosinella balazuci n. sp. Répartition des macrochètes et des trichobothries céphaliques.

Description :

Taille: 1,6-1,9 mm. Pigment et yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 1,75. Sensilles de l'organe antennaire III en forme de bâtonnets cylindriques. Articles antennaires sans écailles. Macrochètes dorsaux: R221/43/0201+3, dont la disposition est indiquée sur la fig. 9. Les macrochètes céphaliques sont disposés d'après la fig. 10, qui représente aussi la trichobothrie céphalique dorsolatérale. De chaque côté du th. III, le troisième macrochète, le plus latéral, est plus petit que les deux autres, la présence de ce macrochète étant une singularité unique dans le genre pour les espèces européennes connues. Chétotaxie de l'abd. II: pABq. Base du labium: $m_1m_2rel_1l_2$; ces soies sont lisses ou faiblement rugueuses et r est rudimentaire. Soies accessoires de l'abd. IV comprenant une soie s. Dent

impaire de la griffe (fig. 11) située à environ 38% de la crête interne et détachée de la griffe. La dent proximale postérieure est assez développée et son apex arrive presque au niveau de celui de la dent impaire, qui est plus petite que la dent proximale antérieure. Empodium lancéolé (fig. 11). Ergot tibiotarsal pointu (fig. 11). La dent apicale du mucron est allongée et beaucoup plus grande que l'anteapicale.

FIG. 11.
Pseudosinella balazuci n. sp.
Griffe III, face antérieure.

Stations :

1) Grotte de Saint-Géry, Loze, Caylux, Tarn-et-Garonne, France, 8 exemplaires, 4. I. 1913 (Biospeologica nº 611 — station de l'holotype).

2) Idem, 3 exemplaires, leg. C. Bou, 15. VIII. 1962, transmis par Cassagnau.

3) Aven de Pouzergues-Penne, Tarn, 1 exemplaire, leg. C. Bou, 19. VII. 1962, transmis par Cassagnau.

Types :

L'holotype, monté sur lame, et quelques paratypes, en préparations et en alcool, sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Quelques paratypes, en préparations et en alcool, se trouvent au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse. D'autres paratypes, en préparations, sont déposés au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

6. **Pseudosinella centralis** n. sp.

Fig. 12

Taxonomie et évolution :

Ps. centralis n. sp. doit être également, dans le groupe *virei*, une espèce assez évoluée. En effet, la disparition presque complète de la dent impaire de la griffe (fig. 12) montre une évolution vers le type de griffe de *Ps. pyrenaea* et de *Ps. cavernarum* (MONIEZ, 1893), ainsi que la forme de l'empodium (fig. 12), dont le bord interne est droit dans sa moitié distale, contrairement aux espèces du groupe *virei*, chez lesquelles le bord interne de l'empodium est convexe. Chez les espèces des groupes *pyrenaea* et *cavernarum*, le bord interne de l'empodium est concave dans sa moitié distale.

La dent proximale postérieure de la griffe est aussi grande chez la nouvelle espèce que chez *Ps. virei* (fig. 6), mais chez cette espèce, il y a une dent impaire distincte située à environ 45% de la crête interne de la griffe. La dent proximale antérieure est un peu plus développée chez *Ps. centralis* n. sp. que chez *Ps. virei*. Quant aux caractères chétotaxiques, il y a une identité presque absolue entre ces deux espèces, sauf en ce qui concerne l'abd. IV, qui possède 1+3 macrochètes chez *Ps. centralis* n. sp. et 1+2 chez *Ps. virei*.

La conformation de la griffe de *Ps. centralis* n. sp. (fig. 12) semble plus évoluée que celle de *Ps. balazuci* n. sp. (fig. 11) (avec la dent impaire située à environ 38% de la crête interne), tandis que l'état évolutif de la chétotaxie de la tête (R001 chez *centralis* contre R221 chez *balazuci*) et des tergites thoraciques (32 chez *centralis* contre 43 chez *balazuci*) paraît occuper plutôt un stade plus primitif.

FIG. 12.
Pseudosinella centralis n. sp.
Griffe III, face antérieure.

Description :

Taille: 1,4-1,8 mm. Pigment et yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 1,6-1,7. L'antenne II est pourvue d'un sensille ovoïde vers son apex, et l'organe antennaire III de deux sensilles ovoïdes. Articles antennaires sans écailles Macrochètes dorsaux: R001/32/0201+3. La disposition des macrochètes de l'abd. IV est identique à celle de *Ps. salisburgiana* n. sp. (fig. 14). Chétotaxie de l'abd. II: pABq. Base du labium: $m_1m_2rel_1l_2$; les grands poils sont lisses ou faiblement rugueux, et r est rudimentaire. Soie accessoire s de l'abd. IV présente. Dent impaire de la griffe (fig. 12) presque imperceptible. La dent proximale postérieure est très développée, aussi grande que chez *Ps. virei* (fig. 6), et la dent proximale antérieure est spiniforme et plus petite que la postérieure. Le bord interne de l'empodium est droit dans sa moitié distale (fig. 12). Ergot tibiotarsal pointu (fig. 12). Dent apicale du mucron allongée et plus grande que l'anteapicale.

Stations :

1) Cueva de Bujaruelo, Torla, Boltaña, Huesca, Espagne, 12 exemplaires, 17. VII. 1914 (Biospeologica n° 781 — station de l'holotype).

2) Cueva del Cantal, Acumuer, Jaca, Huesca, 2 exemplaires, 21. VII. 1914 (Biospeologica nº 783).

3) Cueva de las Guixas, Villanúa, Jaca, Huesca, 3 exemplaires, 23. VII. 1914 (Biospeologica nº 784).

Types :

L'holotype, monté sur lame, et quelques paratypes, en préparations et en alcool, sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Quelques paratypes, conservés en alcool, se trouvent au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse, et au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

7. **Pseudosinella salisburgiana** n. sp.

Figs. 13, 14, 15, 16 et 17

Taxonomie et évolution :

L'espèce frappe à première vue par l'étroitesse des griffes et le faible développement des dents proximales des griffes, qui sont moins saillantes que la dent impaire (fig. 16). Ces particularités caractérisent aussi l'espèce dauphinoise *Ps. carthusiana* GISIN, 1963 b, chez laquelle les griffes sont toutefois encore nettement plus allongées, et les dents internes plus proximales: la dent impaire est située à environ 14% de la crête interne chez *Ps. carthusiana* et à environ 25% chez *Ps. salisburgiana* n. sp. Les deux espèces se distinguent aussi par un détail chétotaxique labial: les poils L_1 et L_2 sont lisses chez *Ps. carthusiana* ($M_1m_2rel_1l_2$) et ciliés chez la nouvelle espèce ($M_1m_2reL_1L_2$).

Les caractères adaptatifs mentionnés ainsi que la longueur relative des antennes (2,25 chez *Ps. salisburgiana* n. sp. et 2,6 chez *Ps. carthusiana*) font penser à une évolution un peu plus avancée de cette espèce par rapport à la première. En tout cas, la conformation du mucron très allongé, de la griffe et de l'empodium, avec le bord interne concave dans sa moitié distale, ainsi que la longueur relative des antennes indiquent qu'il doit s'agir d'espèces assez évoluées qu'on doit pouvoir placer dans le groupe *unguiculata*. Les caractères de la chétotaxie dorsale de *Ps. salisburgiana* n. sp. (fig. 14) concordent aussi en général avec ceux des espèces de ce groupe, mais ils ne sont pas connus chez *Ps. carthusiana*.

Ps. salisburgiana n. sp. et *Ps. carthusiana* doivent également être voisins de *Ps. aueri* GISIN, 1964c, chez lequel la dent impaire de la griffe est aussi détachée que chez la nouvelle espèce. Néanmoins, chez *Ps. aueri*, la griffe est beaucoup moins allongée, la dent impaire est située à environ 30% de la crête interne, les antennes sont relativement moins longues, et tous les poils de la base du labium, à l'exception de r, sont ciliés ($M_1M_2rEL_1L_2$).

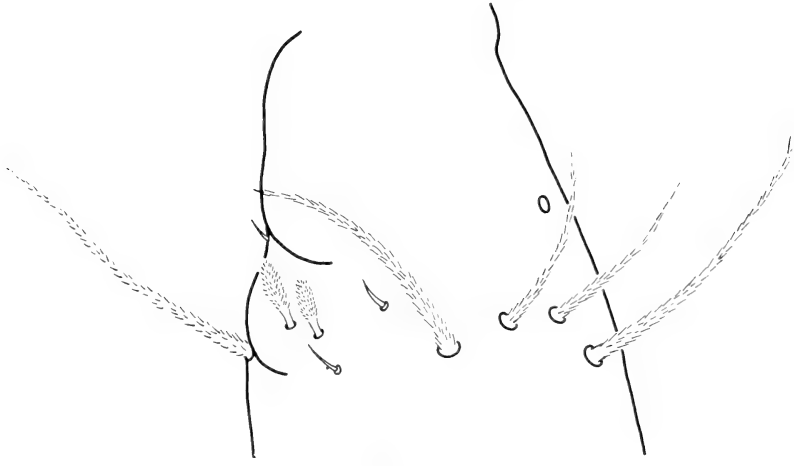


FIG. 13.

Pseudosinella salisburgiana n. sp.
Organe antennaire III, face externe, avec le dernier verticille de poils et le pseudopore (sur la face ventrale).

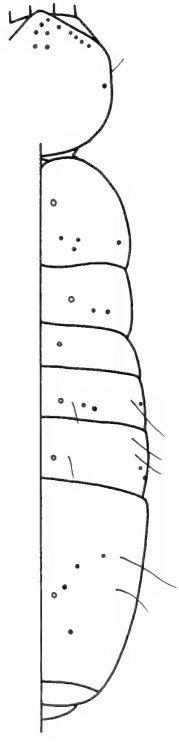


FIG. 14.

Pseudosinella salisburgiana n. sp. Répartition des macrochètes, des trichobothries et des pseudopores dorsaux.

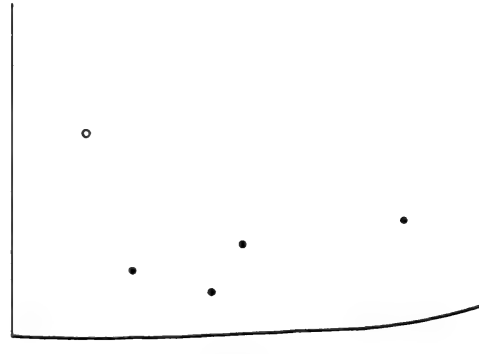


FIG. 15.

Pseudosinella salisburgiana n. sp. Répartition des macrochètes et du pseudopore sur le th. II, côté droit.

Description :

Taille: 1,7-2 mm. Pigment et yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 2,25. Les deux sensilles de l'organe antennaire III sont granuleux (fig. 13). Il existe un pseudopore à la face ventrale de la partie apicale non pileuse de l'ant. III (fig. 13), ce qui est valable pour tous les *Pseudosinella*, mais c'est ici la première fois qu'il est signalé et dessiné. Apex de l'antenne II pourvu d'un seul

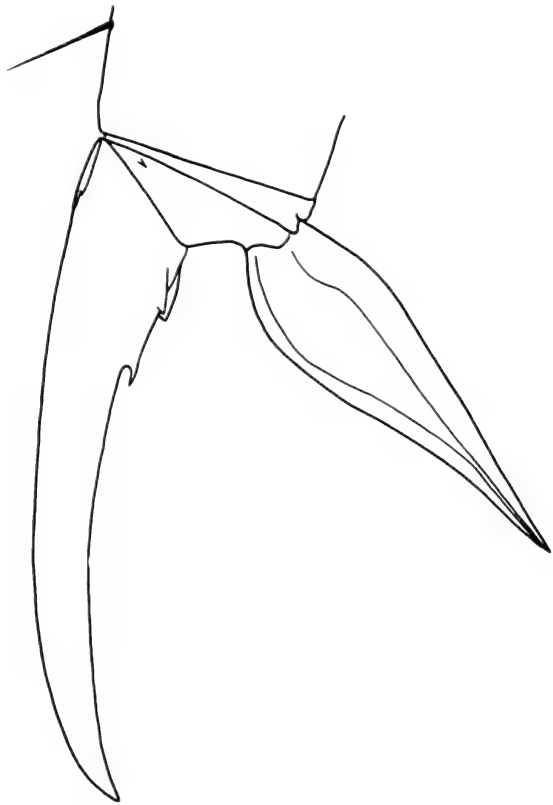


FIG. 16.
Pseudosinella salisburgiana n. sp.
Griffe III, face antérieure.

sensille granuleux semblable. Antennes sans écailles. Macrochètes dorsaux: R001/42/0201+3, dont la disposition est indiquée sur la fig. 14. La disposition des macrochètes sur le th. II (fig. 15) et sur l'abd. IV est particulière. Chétotaxie de l'abd. II: pABq. Base du labium: $M_1m_2reL_1L_2$; les poils M_1, L_1 et L_2 sont ciliés, m_2 et e sont lisses et r est rudimentaire. Soies accessoires de l'abd. IV comprenant une soie s. Chacune des plaques manubriales dorsoapicales est pourvue de 3 poils internes et de 3-5 poils externes par rapport aux 2 pseudopores. Dent impaire de la griffe (fig. 16) assez détachée et située à environ 25% de la crête interne. Les dents de la paire proximale sont moins saillantes que la dent impaire, ce qui est excep-

tionnel dans le genre, la dent proximale postérieure étant un peu plus grande que la dent proximale antérieure. Bord interne de l'empodium (fig. 16) concave dans sa moitié distale. Ergot tibiotarsal pointu (fig. 16). Mucron très allongé, la dent apicale étant beaucoup plus grande que l'anteapicale (fig. 17).

FIG. 17.
Pseudosinella salisburgiana n. sp.
Mucron.

Stations :

1) Eisriesenwelt, grotte au-dessus de Werfer, Tennengebirge, Salzbourg, Autriche, 3 exemplaires, coll. P. Lovcik, 29. X. 1957 (Id 33 — station de l'holotype).

2) Schenkofen, grotte du Hagengebirge, Salzbourg, 1 exemplaire, coll. P. Lovcik, 10. XI. 1957 (Id 34).

Types :

L'holotype et les paratypes, montés en préparations, sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

8. **Pseudosinella oxybarensis** n. sp.

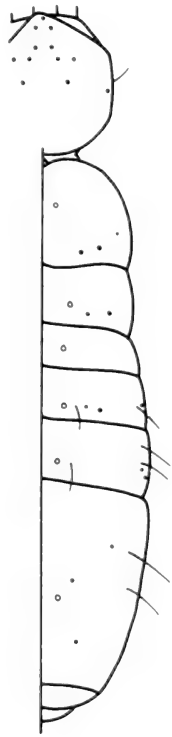
Figs. 18, 19 et 20

Taxonomie et évolution :

Cette nouvelle espèce doit être voisine de *Ps. pyrenaea*, non seulement par les caractères chétotaxiques, mais aussi par la longueur relative des antennes et par la conformation de la griffe, de l'empodium et du mucron: la formule des macrochètes dorsaux (fig. 18) est presque identique chez les deux espèces, sauf en ce qui concerne les macrochètes céphaliques, qui correspondent à la formule R221 chez *Ps. pyrenaea* et à R211 chez *Ps. oxybarensis* n. sp. (fig. 19). Cette dernière formule est d'ailleurs très particulière dans le genre, étant partagée uniquement par *Ps. melatensis* n. sp. La chétotaxie de l'abd. II et du labium ainsi que la présence de la soie accessoire s de l'abd. IV caractérisent également les deux espèces. La griffe de la nouvelle espèce (fig. 20) doit être plus évoluée que celle de *Ps. pyrenaea :* la dent impaire est remplacée par une expansion arrondie chez les deux espèces, mais les dents proximales, qui sont plus développées chez *Ps. pyrenaea*, occupent une position plus proximale chez la nouvelle espèce. Le bord interne de l'empodium est concave dans sa moitié distale chez les deux espèces, dont le mucron est très allongé.

Ps. oxybarensis n. sp. est aussi comparable à *Ps. unguiculata*, qui peut représenter un ancêtre plus ou moins direct de la nouvelle espèce. Il s'agit de formes à dents proximales de la griffe relativement petites et dont le bord interne de l'empodium est concave dans sa moitié distale. Les caractères chétotaxiques sont aussi à peu près concordants. La nouvelle espèce se sépare de *Ps. unguiculata* principalement par l'absence presque totale de la dent impaire de la griffe, par la formule de la chétotaxie céphalique (R211 contre R111) et par la plus grande longueur relative des antennes. Ce sont là très probablement des caractères dérivés.

FIG. 18.
Pseudosinella oxybarensis n. sp. Répartition des macrochètes, des trichobothries et des pseudopores dorsaux.



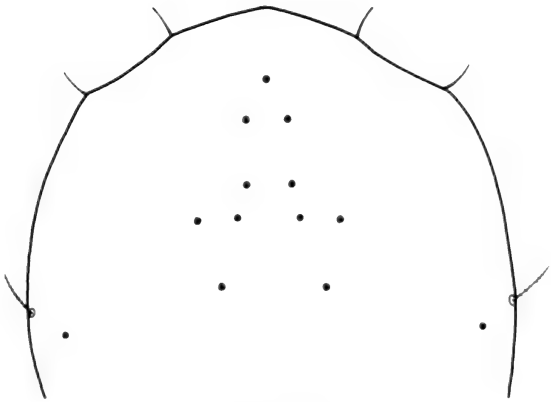


FIG. 19.
Pseudosinella oxybarensis n. sp. Répartition des macrochètes et des trichobothries céphaliques.

Description :

Taille: 1,7-2,2 mm. Pigment et yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 2,25-2,5. Les deux sensilles de l'organe antennaire III sont en forme de bâtonnets cylindriques. Antennes sans écailles. Macrochètes dorsaux: R211/32/0201+2, dont la disposition est indiquée sur la fig. 18. Les macrochètes céphaliques S médiaux sont un peu plus écartés que les macrochètes R et l'écartement des macrochètes T est légèrement inférieur à celui des macrochètes S extérieurs (fig. 19). Cette formule de la chétotaxie céphalique est particulière uniquement à *Ps. oxybarensis* n. sp. et à *Ps. melatensis* n. sp. Chétotaxie de l'abd. II: pABq.

Base du labium: $m_1m_2rel_1l_2$; tous ces poils sont le plus souvent lisses, ou faiblement rugueux à l'immersion, mais quelquefois M_1 se présente symétriquement cilié, et r est rudimentaire. Soie accessoire s de l'abd. IV présente. Chacune des plaques dorsoapicales du manubrium est pourvue de 3 poils internes et de 5 externes par rapport aux 2 pseudopores. Griffe élancée (fig. 20), présentant à la place de la dent impaire une expansion arrondie. Les deux dents proximales sont peu développées, plus petites que chez *Ps. sollaudi* DENIS, 1924c et situées à environ 20% de la crête interne. La dent proximale postérieure a à peu près la même taille et la même forme que l'antérieure, mais paraissant différente suivant l'orientation de la griffe. Empodium (fig. 20) à bord interne très concave dans sa moitié distale; parfois on observe une indication d'une dent minuscule dans son bord externe. Ergot tibiotarsal pointu (fig. 20). La dent apicale du mucron est très allongée et beaucoup plus grande que l'anteapicale.

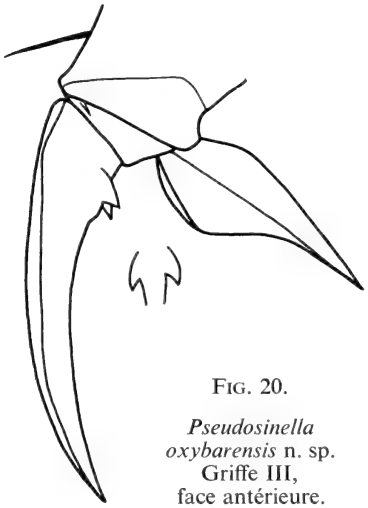


FIG. 20.

Pseudosinella oxybarensis n. sp. Griffe III, face antérieure.

Stations :

1) Grotte d'Oxibar, Camou-Cihigue, Tardets-Sorholus, Basses-Pyrénées, France, 3 exemplaires, 10. VIII. 1926 (Biospeologica nº 1283 — station de l'holotype).

2) Idem, 6 exemplaires, 9. VIII. 1913 (Biospeologica nº 639).

3) Idem, 20 exemplaires, 14. II. 1920 (Biospeologica nº 984).

4) Idem, 2 exemplaires, leg. Magné, 28. VII. 1964 (Kg 229).

5) Idem, 1 exemplaire, leg. Magné, 1. VI. 1963 (Kg 243).

6) Idem, 14 exemplaires, leg. Coiffait, transmis par Cassagnau.

7) Idem, 3 exemplaires, 8. IV. 1968, coll. Christiansen.

8) Atteconduaco-silua, Aussurucq, Mauléon, Basses-Pyrénées, 1 exemplaire, 6. IX. 1913 (Biospeologica nº 687).

9) Grotte d'Istaürdy, Aussurucq, Mauléon, Basses-Pyrénées, 1 exemplaire, 5. IX. 1913 (Biospeologica nº 686).

10) Aven du Col d'Aphanicé, Aussurucq, Basses-Pyrénées, 15 exemplaires, leg. Coiffait, transmis par Cassagnau.

Types :

L'holotype, monté sur lame, et quelques paratypes, en préparations et en alcool, sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Quelques autres paratypes, en préparations et en alcool, se trouvent au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse. Les autres paratypes, conservés en alcool et en préparation, se trouvent au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

9. **Pseudosinella melatensis** n. sp.

Fig. 21

Taxonomie et évolution :

Comme chez *Ps. oxybarensis* n. sp., la griffe de la nouvelle espèce (fig. 21) ne possède qu'un vestige de dent impaire, qui se présente comme une expansion arrondie. Mais chez *Ps. oxybarensis* n. sp., la griffe (fig. 20) est élancée et les dents proximales sont beaucoup plus petites que chez *Ps. melatensis* n. sp., ce qui doit indiquer que la griffe de cette espèce est à un stade moins évolué que celle de *Ps.oxybarensis* n. sp. La longueur relative des antennes et la conformation du mucron à la dent apicale très allongée sont presque identiques chez les deux espèces, ainsi que les caractères non adaptatifs de la chétotaxie. Elles sont donc très voisines généalogiquement.

On peut également comparer *Ps. melatensis* n. sp. à *Ps. pyrenaea*, car les deux espèces présentent en commun beaucoup de caractères adaptatifs et non adaptatifs; elles s'éloignent surtout par la chétotaxie céphalique (2 macrochètes T chez *pyrenaea* et 1 chez la nouvelle espèce), par la chétotaxie labiale (M_1 cilié chez *melatensis* et lisse chez *pyrenaea*) et par un détail de la griffe, dont la dent proximale antérieure est plus développée chez *Ps. melatensis* n. sp.

Description :

Taille: 1,4-2,2 mm. Pigment et yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 2-2,2: Organe antennaire III pourvu de deux sensilles longs et élargis. Antennes sans écailles: Macrochètes dorsaux: R211/32/0201+2, dont la disposition est identique à celle de *Ps. oxybarensis* n. sp. (fig. 18). Chétotaxie de l'abd. II: pABq. Base du labium: $M_1m_2rel_1l_2$; M_1 est distinctement cilié, les autres poils sont lisses ou faiblement rugueux, et r est rudimentaire. Soie accessoire s de l'abd. IV présente. Chacune des plaques dorsoapicales du manubrium pourvue de 2 poils internes et de 2-3 poils externes par rapport aux 2 pseudopores. A la place de la dent impaire de la griffe (fig. 21), il y a une expansion arrondie. Les dents proximales sont bien développées, la postérieure étant seulement un peu plus petite que chez *Ps. virei* (fig. 6). Cette dent n'est pas beaucoup plus grande que l'anté-

rieure, qui est très saillante. Empodium à bord interne concave dans sa moitié distale (fig. 21). Ergot tibiotarsal pointu (fig. 21). Dent apicale du mucron très allongée, et beaucoup plus grande que l'anteapicale.

Stations :

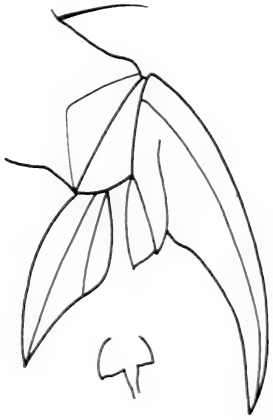
1) Grotte des Aigues de Melat, Saint-Pé-de-Bigorre, Hautes-Pyrénées, France, 3 exemplaires, 11. VII. 1910 (Biospeologica n° 361 — station de l'holotype).

2) Idem, 2 exemplaires, 8. IV. 1968, coll. Christiansen.

Types :

L'holotype et un paratype, montés sur lames, sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Un paratype, en préparation, se trouve au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse. Deux paratypes, conservés en alcool, se trouvent au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

FIG. 21.
Pseudosinella melatensis n. sp.
Griffe III, face antérieure.



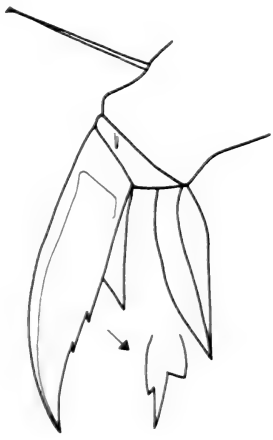


FIG. 22.
Pseudosinella encrusae n. sp.
Griffe III, face antérieure.

10. **Pseudosinella encrusae** n. sp.

Fig. 22

Taxonomie et évolution :

Nous n'essayons pas d'établir des affinités de parenté entre cette nouvelle espèce et les autres espèces à 5+5 yeux, qui sont en cours de révision par M. N. Stomp (Luxembourg).

Description :

Taille 1,2-1,4 mm. Pigment diffus sur tout le corps et concentré dans les 5+5 yeux. Antennes/diagonale céphalique = 1,5-1,6. Les articles antennaires sont dépourvus d'écailles. Macrochètes dorsaux: R011/00/0201+2. Disposition des macrochètes de l'abd. IV voir figs. 3 et 18. Chétotaxie de l'abd. II: ?aBQ; nous n'avons pas pu observer le poil p sur l'abd. II, mais admettons l'hypothèse que son absence apparente peut être due au mauvais état de conservation des spéciemens ; et d'autant plus qu'étant la soie r du labium rudimentaire, le manque de p irait à l'encontre de la corrélation habituelle: p présent, r rudimentaire. Base du labium: $M_1M_2rEL_1L_2$; tous ces poils, à l'exception de r qui est rudimentaire, sont distinctement ciliés. Soie accessoire s de l'abd. IV absente. Dent impaire de la griffe (fig. 22) située à environ 70% de la crête interne. La dent proximale antérieure (située à environ 52% de la crête interne) est beaucoup plus distale que la dent proximale postérieure (située à environ 45%), celle-ci étant plus saillante que l'antérieure, mais son apex n'atteint pas celui de l'antérieure. Empodium lancéolé (fig. 22). Ergot tibiotarsal faiblement spatulé (fig. 22). Les dents apicale et subapicale du mucron sont subégales.

Station :

Forats d'Encrusa, Alfara, Tortosa, Tarragona, Espagne, 16 exemplaires, 15. IV. 1920 (Biospeologica n° 1026).

Types :

L'holotype, monté sur lame, et quelques paratypes, en préparations et en alcool, sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Quelques paratypes, conservés en alcool, se trouvent au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse, et au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

11. **Pseudosinella huescensis** n. sp.

Fig. 23

Taxonomie :

La nouvelle espèce doit être placée dans le voisinage de *Ps. duodecimoculata* Bonet, 1931, dont elle se distingue par des détails de la conformation de la griffe et de la chétotaxie de la base du labium: chez *Ps. huescensis* n. sp., les dents proximales de la griffe (fig. 23), qui ont à peu près la même taille, sont situées au même niveau, à environ 1/3 de la crête interne, tandis que chez l'espèce de Bonet, la dent proximale postérieure est un peu plus développée que l'antérieure et située plus proximalement que celle-ci; ces dents de la paire proximale y sont

placées à environ ½ de la crête interne. En outre, la dent impaire de la griffe est plus proximale chez *Ps. huescensis* n. sp. que chez *Ps. duodecimoculata*. Quant à la chétotaxie de la base du labium, la nouvelle espèce se sépare de *Ps. duodecimoculata* par la plus grande longueur du poil R et par la structure du poil E, qui est lisse chez *Ps. huescensis* n. sp. ($M_1M_2ReL_1L_2$) et cilié chez *Ps. duodecimoculata* ($M_1M_2REL_1L_2$). Les autres caractères chétotaxiques sont identiques chez les deux espèces.

Description :

Taille: 1,6-1,8 mm. Il existe du pigment ponctiforme assez dense sur tout le corps et encore sur les articles antennaires I, II, III et sur les coxae, et concentré dans les yeux. 6+6 yeux égaux, dont la disposition est identique à celle de *Ps. dodecopsis* n. sp. (fig. 26). Antennes/diagonale céphalique = 1,6. Les deux sensilles de l'organe antennaire III sont normaux, cylindriques. Articles antennaires sans écailles. Macrochètes dorsaux: R011/00/0101+2. Disposition des macrochètes de l'abd. IV voir figs. 3 et 18. Chétotaxie de l'abd. II: -aBq. Base du labium: $M_1M_2ReL_1L_2$; e est lisse ou rugueux, les autres poils sont ciliés et R mesure environ ¾ de M_2. Soie accessoire s de l'abd. IV présente. Dent impaire de la griffe (fig. 23) située à environ 50-55% de la crête interne. Les dents proximales sont également développées et situées à environ ⅓ de la crête interne. Les dents latérales sont distinctes, mais plus petites que les dents proximales. Empodium voir fig. 23. Ergot tibiotarsal spatulé (fig. 23). La dent apicale du mucron est à peine plus grande que l'anteapicale.

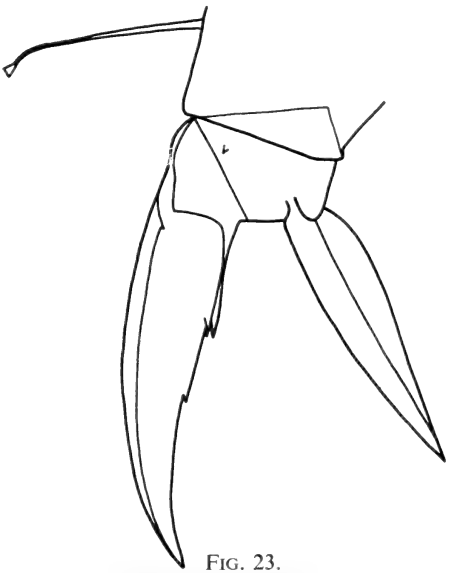


FIG. 23.
Pseudosinella huescensis n. sp.
Griffe III, face postérieure.

Station :

Cueva del Orso de Ansó, Ansó, Jaca, Huesca, Espagne, 2 exemplaires, 29. VII. 1914 (Biospeologica nº 786).

Types :

L'holotype, monté sur lame, est déposé au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Le paratype, monté en préparation, se trouve au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse.

12. **Pseudosinella superoculata** n. sp.

Fig. 24

Taxonomie et évolution :

Ps. superoculata n. sp. est probablement l'espèce à troglomorphisme le plus évolué parmi les espèces connues à 6+6 yeux: en effet, la dent impaire de la griffe (fig. 24) est située plus proximalement (à environ 45-50% de la crête interne) que chez les autres représentants de la même lignée évolutive, le bord interne de l'empodium (fig. 24) tend à devenir faiblement échancré dans sa moitié distale et un peu élargi proximalement, contrairement aux autres espèces du groupe, l'ergot tibiotarsal est relativement court, et les antennes sont relativement très longues.

Ps. suboculata BONET, 1931 a aussi la même longueur relative des antennes, mais les dents internes de la griffe, dont les proximales sont très pointues et saillantes, y sont moins basales que chez la nouvelle espèce, et l'empodium présente la forme habituelle.

L'identité des caractères chétotaxiques indique que les deux espèces sont très voisines généalogiquement.

Description :

Taille: 1,6-2,3 mm. Pigment diffus sur tout le corps et concentré dans les 6+6 yeux, dont la disposition est identique à celle de *Ps. dodecopsis* n. sp. (fig. 26). Antennes/diagonale céphalique = 2,1-2,3. Les deux sensilles de l'organe antennaire III sont cylindriques, normaux. Antennes dépourvues d'écailles. Macrochètes dorsaux: R000/00/0101+2. C'est la seule espèce traitée dans ce travail, chez laquelle, le macrochète, placé habituellement derrière les yeux, manque; mais la trichobothrie céphalique, qui accompagne ordinairement ce macrochète, est présente. Chez *Lepidocyrtus pseudosinelloides*, l'ancêtre de cette lignée (GISIN, 1967c: 7,20), le macrochète situé derrière les yeux est présent ainsi que la trichobothrie qui l'accompagne. Disposition des macrochètes de l'abd. IV voir figs. 3 et 18. Chétotaxie de l'abd. II: -aBq. Base du labium: $M_1m_2Rel_1l_2$; le poil R est court, mesurant environ 1/3 de M_1. M_1 et R sont ciliés, les autres poils sont lisses ou très faiblement rugueux à l'immersion. Soie accessoire s de l'abd. IV présente. Dent impaire de la griffe (fig. 24) située à environ 45-50% de la crête interne. Les dents proximales sont situées presque au même niveau, à environ 30% de la

FIG. 24.
Pseudosinella superoculata n. sp.
Griffe III, face antérieure.

crête interne, la postérieure étant un peu plus grande que l'antérieure. Empodium (fig. 24) très faiblement échancré dans la moitié distale de son bord interne, et possédant une minuscule dent externe. Ergot tibiotarsal pointu (fig. 24). La dent apicale du mucron est un peu plus grande que l'anteapicale.

Stations :

1) Cueva de la Clotilde, Torrelavega, Santander, Espagne, 2 exemplaires, 24. VII. 1910 (Biospeologica nº 398 — station de l'holotype).

2) Idem, 5 exemplaires, 21. IV. 1909 (Biospeologica nº 267).

Types :

L'holotype et quelques paratypes, montés sur lames, sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Quelques paratypes, conservés en alcool, se trouvent au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse, et au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

13. **Pseudosinella dodecopsis** n. sp.

Figs. 25, 26 et 27

Taxonomie :

Les dents de la paire proximale de la griffe sont nettement plus faiblement développées chez la nouvelle espèce que chez toutes les autres espèces du genre (fig. 27), en particulier la dent antérieure, qui est à peine indiquée. La chétotaxie de l'abd. IV et de la tête (figs. 25 et 26) distingue également la nouvelle forme des autres espèces déjà connues pourvues de 6+6 yeux. Et, en ce qui concerne la chétotaxie céphalique, qui correspond à la formule Rl'01 (fig. 26), nous ne connaissons encore rien d'équivalent chez un autre *Pseudosinella*.

Ps. dodecopsis n. sp. semble être à rapprocher de *Ps. duodecimpunctata* DENIS, 1931 et de *Ps. duodecimocellata* HANDSCHIN, 1928, chez lesquelles la soie accessoire s de l'abd. IV fait aussi défaut comme chez la nouvelle espèce. Mais il s'en sépare par les particularités taxonomiques mentionnées ci-dessus, ainsi que par la chétotaxie de la base du labium.

Description :

Taille: 1,0-1,7 mm. Il n'y a pas du pigment bleu que dans les yeux, (contrairement à la plupart des espèces à 6+6 yeux). 6+6 yeux égaux, les 4 antérieurs (A, B, C, D) formant un carré, les 2 postérieurs (E, F) sont placés extérieurement (fig. 26). Antennes/diagonale céphalique = 1,5. Les deux sensilles de l'organe

antennaire III en forme de bâtonnets cylindriques courts. Articles antennaires sans écailles. Macrochètes dorsaux: Rl'0l/00/010l+3, dont la disposition est indiquée sur la fig. 25. La chétotaxie céphalique semble être unique dans le genre (fig. 26): la petite distance entre la paire de macrochètes situés derrière le rectangle R et ce rectangle, ainsi que la position latérale de ces 2 macrochètes, font supposer

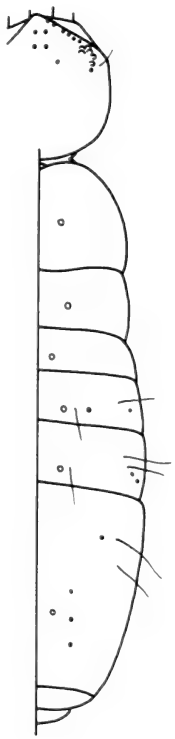


FIG. 25.
Pseudosinella dodecopsis n. sp. Répartition des macrochètes, des trichobothries et des pseudopores dorsaux.

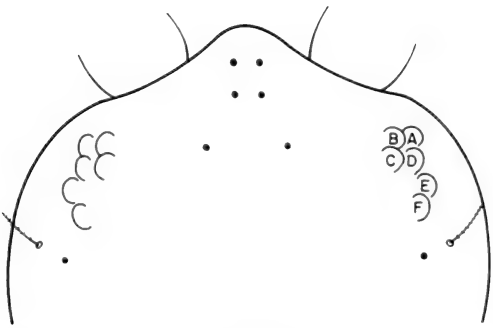


FIG. 26.
Pseudosinella dodecopsis n. sp. Répartition des yeux, des macrochètes et des trichobothries céphaliques.

qu'il s'agit de la deuxième paire de macrochètes S et non de la paire de macrochètes T, d'autant plus que les 2 macrochètes en question se trouvent très éloignés du macrochète situé derrière les yeux. C'est pourquoi on a adopté la désignation de l' pour cette deuxième paire de macrochètes S, dans la formule correspondante. Le macrochète extérieur à la trichobothrie latérale de l'abd. II est très court. Chétotaxie de l'abd. II: -aBq. Base du labium: $M_1M_2Re(E)L_1L_2$; tous les poils, à l'exception de e, sont ciliés, et quelquefois E est aussi cilié. R mesure environ 2/3 de M_2. Soie accessoire s de l'abd. IV absente. Chacune des plaques dorso-apicales du manubrium est pourvue de 2 poils internes et de 3-4 poils externes par rapport aux 2 pseudopores. Les dents de la crête interne de la griffe (fig. 27) ne sont sous aucun aspect plus saillantes que les dents latérales. Dent impaire située à environ 60% de la crête interne. La dent proximale postérieure est un peu plus

grande que l'antérieure, qui est à peine marquée. Empodium voir fig. 27. Ergot faiblement mais distinctement spatulé (fig. 27). Mucron à deux dents Hibiotarsal subégales, l'apicale tendant à être plus petite que l'anteapicale.

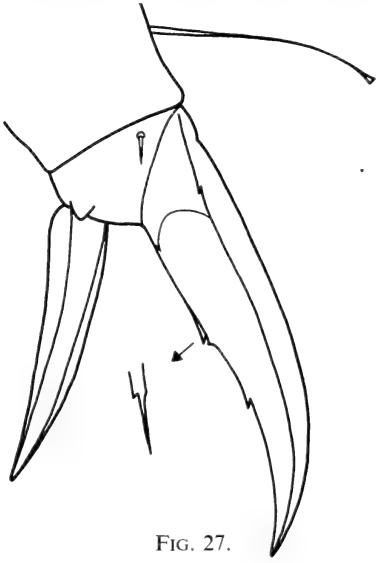


FIG. 27.
Pseudosinella dodecopsis n. sp.
Griffe III, face antérieure.

Stations :

1) Grotte Baoumo de Pasques, Gard, France, 18 exemplaires, leg. Strinati, 15. VIII. 1962 (Kg 194 — station de l'holotype).

2) Grotte de Dions, Gard, 4 exemplaires, leg. Aellen, 22. IX. 1962 (Kg 193).

3) Grotte de Trabuc, Gard, 4 exemplaires, leg. Roth, 6. IV. 1958 (Kg 36).

Types :

L'holotype, monté sur lame, et quelques paratypes, en préparations et en alcool, sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Les autres paratypes se trouvent au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

14. **Pseudosinella dodecophthalma** n. sp.

Taxonomie :

La nouvelle espèce est très voisine de *Ps. dodecopsis* n. sp., dont elle se distingue principalement par les dents proximales de la griffe un peu plus grandes, et par deux particularités de la chétotaxie dorsale: la deuxième paire de macrochètes céphaliques S, qui est présente chez *Ps. dodecopsis* n. sp., manque chez *Ps. dodecophthalma* n. sp.; et le macrochète qui accompagne d'habitude la trichobothrie antérieure de l'abd. IV existe chez *Ps. dodecopsis* n. sp., tandis que chez *Ps. dodecophthalma* n. sp. il fait défaut.

La conformation du mucron et la longueur de la soie R sur la base du labium semblent également éloigner ces deux espèces.

Description :

Taille: 1,4-1,6 mm. Le pigment bleu se trouve uniquement dans les 6+6 yeux, qui sont à peu près de la même taille; les 4 antérieurs (A, B, C, D) forment un

carré, les 2 postérieurs (E, F) sont placés extérieurement comme chez *Ps. dodecopsis* n. sp. (fig. 26). Antennes/diagonale céphalique = 1,4. L'organe antennaire III est pourvu de deux sensilles ovoïdes courts. Articles antennaires sans écailles. Macrochètes dorsaux: R001/00/0100+3. Les paires de macrochètes céphaliques S et T font défaut, ainsi que le macrochète qui accompagne habituellement la trichobothrie antérieure de l'abd. IV. Les autres macrochètes se disposent comme chez *Ps. dodecopsis* n. sp. (fig. 25), et le macrochète extérieur à la trichobothrie latérale de l'abd. II est très court comme chez cette espèce. Chétotaxie de l'abd. II: -aBq. Base du labium: M_1M_2RE (e) L_1L_2; tous les poils sont ciliés, sauf E, qui quelquefois est lisse. R est très court mesurant environ $\frac{1}{3}$ de M_2. Soie accessoire s de l'abd. IV absente. Chacune des plaques dorsoapicales du manubrium est pourvue de 2 poils internes et de 6 poils externes par rapport aux 2 pseudopores. Dent impaire de la griffe située à environ 60% de la crête interne. Les dents proximales sont un peu plus saillantes que les dents latérales. La griffe de *Ps. dodecophthalma* n. sp. ressemble beaucoup à celle de *Ps. dodecopsis* n. sp., ainsi que l'empodium (fig. 27), les dents proximales de *Ps. dodecophthalma* n. sp. étant seulement un peu plus grandes que celles de *Ps. dodecopsis* n. sp. Ergot tibiotarsal faiblement capité. La dent apicale du mucron est à peine plus grande que l'anteapicale.

Stations :

1) Grotte Pégaurié Clavel, Lot, France, 10 exemplaires, leg. Magné, 4. VIII. 1963 (Kg 235 — station de l'holotype).

2) Grotte Combes Clavel, Lot, 1 exemplaire, leg. Magné, 4. VIII. 1963 (Kg 236).

Types :

L'holotype, monté sur lame, et quelques paratypes, en préparations et en alcool, sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Les autres paratypes se trouvent au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

15. **Pseudosinella substygia** n. sp.

Fig. 28

Taxonomie et évolution :

Parmi les espèces européennes à 1+1 yeux, *Ps. monoculata* DENIS, 1938b est la seule qu'on pourrait peut-être placer dans le voisinage de la nouvelle espèce. Néanmoins, *Ps. substygia* n. sp. diffère de *Ps. monoculata*, qui a les dents paires de la griffe ainsi que la dent impaire plus proximales; la dent impaire est située à environ 33% de la crête interne chez *Ps. monoculata* et à environ 40% chez

Ps. substygia n. sp. (fig. 28). Mais, pour pouvoir juger de l'affinité généalogique entre ces deux espèces, il faudrait examiner le matériel type de *monoculata* (qui semble d'ailleurs ne plus exister) afin de constater la possibilité d'y observer les nouveaux caractères non adaptatifs.

En ce qui concerne le degré de parenté entre *Ps. substygia* n. sp. et *Ps. stygia* BONET, 1931, l'examen des types de cette espèce, provenant d'une grotte de la province de Santander, nous a révélé que, malgré une certaine similitude de la griffe, les deux espèces s'écartent, entre autres, par beaucoup de détails chétotaxiques, ainsi que par le nombre des yeux.

Il se peut même qu'elles appartiennent à des lignées généalogiques distinctes: *Ps. stygia* à la lignée de *Pseudosinella* dont l'ancêtre serait *Lepidocyrtus pallidus* REUTER emend. GISIN, 1965a — présence de p sur l'abd. II et atrophie de r sur la base du labium — (GISIN 1967c: 7,20). Quant à *Ps. substygia* n. sp., il serait plutôt judicieux de la considérer comme un représentant de la lignée de *Pseudosinella* dont l'espèce-mère serait *Lepidocyrtus pseudosinelloides* GISIN, 1967b — absence de p sur l'abd. II et R cilié sur la base du labium — (GISIN 1967c: 7,20), chez lequel le poil R cilié se serait réduit. En effet, chez cette nouvelle espèce, le poil p manque, mais r est rudimentaire, à l'encontre de la corrélation habituelle: p absent, R cilié.

FIG. 28.
Pseudosinella substygia n. sp.
Griffe III, face antérieure.

Description :

Taille: 1,5-2,2 mm. Pigment diffus sur tout le corps et concentré dans les 1+1 yeux. Antennes/diagonale céphalique = 1,6-1,7. L'organe antennaire III porte deux sensilles ovoïdes. Articles antennaires dépourvus d'écailles. Macrochètes dorsaux: R011/00/0100 (1)+2. Le macrochète qui accompagne d'habitude la trichobothrie antérieure de l'abd. IV est transformé, soit en microchète, soit en microchète un peu plus grand qu'un microchète ordinaire; et quelquefois l'insertion de cette soie est seulement un peu plus petite que celle d'un macrochète; mais, dans ce dernier cas, l'état de conservation des spécimens ne nous a pas permis d'observer la longueur de la soie en question, qui est tombée. Disposition des macrochètes de l'abd. IV voir figs. 3 et 18. Chétotaxie de l'abd. II: -aBq. Base du labium: $M_1M_2rEL_1L_2$; tous ces poils, à l'exception de r, qui est rudimentaire, sont distinctement ciliés. Soie accessoire s

de l'abd. IV absente. Chacune des plaques dorsoapicales du manubrium pourvue de 3 poils internes par rapport aux 2 pseudopores et de 6-7 poils externes, parfois de 4 poils externes chez les exemplaires jeunes. Dent impaire de la griffe (fig. 28) située à environ 40% de la crête interne. La dent proximale postérieure est un peu plus grande que la dent proximale antérieure, celle-ci étant plus grande que la dent impaire. Empodium pourvu d'une dent externe, et dont le bord interne est échancré dans sa moitié distale (fig. 28). Ergot des tibiotarses long, et très faiblement capité (fig. 28). La dent apicale du mucron est plus longue que l'anteapicale.

Stations :

1) Cueva « La Vacca », Arredondo, Santander, Espagne, 8 exemplaires, leg. de Loriol, VIII. 1958 (Lg 5 — station de l'holotype).

2) Cueva el Ayol, Arredondo, Santander, 4 exemplaires, leg. de Loriol, VIII. 1958 (Lg 4).

3) La Coventosa, Santander, 5 exemplaires, leg. Roger, 4. VIII. 1959 (Lg 6).

4) Cullalvera, Santander, 2 exemplaires, leg. Roger, 27. VII. 1959 (Lg 11).

5) Cueva la Cascada, Santander, 4 exemplaires, leg. de Loriol, 5. VIII. 1961 (Lg 18).

Types :

L'holotype, monté sur lame, et quelques paratypes, en préparations et en alcool, sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Les autres paratypes, en préparations, se trouvent au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

16. **Pseudosinella decepta** n. sp.

Fig. 29

Synonymie :

Pseudosinella decipiens BONET, 1929 nec DENIS, 1924c.

Taxonomie et évolution :

L'étude de topotypes de *Ps. decipiens* BONET nec DENIS nous a révélé qu'il s'agit d'une espèce à part, qui se différencie essentiellement du vrai *decipiens* par les caractères suivants:

Chez la nouvelle espèce, la dent proximale antérieure de la griffe (fig. 29) est située au delà du milieu de la crête interne, contrairement à *Ps. decipiens*. L'ergot est spatulé chez *Ps. decepta* n. sp. et pointu chez l'espèce de DENIS. Les deux espèces

s'éloignent encore par la chétotaxie céphalique et thoracique, ainsi que par la chétotaxie de la base du labium, dont les soies sont ciliées chez la nouvelle espèce et lisses chez *Ps. decipiens*.

BONET (1929: 18) écrit d'ailleurs que le mauvais état de conservation des 5 spécimens examinés lui empêchait d'affirmer catégoriquement qu'il s'agissait de *Ps. decipiens*.

Il se peut même que *Ps. decepta* n. sp. et *Ps. decipiens* soient des représentants de lignées généalogiques distinctes: chez la nouvelle espèce, le poil R de la base du labium est cilié et sur l'abd. II le poil p fait défaut comme chez *Lepidocyrtus pseudosinelloides*. Par contre, chez *Ps. decipiens*, il y a une autre corrélation: r est rudimentaire et p est présent comme chez *Lep. pallidus* (GISIN 1967c: 7,20).

FIG. 29.
Pseudosinella decepta n. sp.
Griffe III, face antérieure.

Description :

Taille: 1,2-1,65 mm. Pigment et yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 1,8-1,9 et = 2 chez un seul spécimen. Les deux sensilles de l'organe antennaire III sont en forme de bâtonnets cylindriques. Antennes sans écailles. Macrochètes dorsaux: R011/20/0201+2. Disposition des macrochètes de l'abd. IV voir figs. 3 et 18. Chétotaxie de l'abd. II: -ABq; le macrochète A est assez court. Il faut remarquer que *Ps. decepta* n. sp. est la seule espèce, appartenant à la lignée dont l'espèce-mère est *Lep. pseudosinelloides*, chez laquelle le microchète a est transformé en macrochète. Base du labium: $M_1M_2REL_1L_2$; tous les poils sont ciliés et R mesure environ 2/5 de M. Soie accessoire s de l'abd. IV présente. Dent impaire de la griffe (fig. 29) située à environ 75% de la crête interne. La dent proximale postérieure est plus basale et plus développée que l'antérieure, dont l'apex se situe nettement au delà du milieu de la crête interne (55-60%). La taille de la dent proximale antérieure est à peu près identique à celle de la dent impaire. Empodium voir fig. 29. Ergot tibiotarsal distinctement spatulé (fig. 29). La dent apicale du mucron est à peine plus longue que l'anteapicale.

Stations :

1) Cova fosca de Villanova, Villanova de Meya, Balaguer, Lerida, Espagne, 9 exemplaires, 8. IX. 1910 (Biospeologica nº 389 — station de l'holotype).

2) Cova fonda de Tragó, Tragó de Noguera, Balaguer, Lerida, 1 exemplaire, 2. IX. 1910 (Biospeologica nº 385).

Types :

L'holotype et quelques paratypes, montés sur lames, sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Quelques paratypes, conservés en alcool, se trouvent au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse, et au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

17. **Pseudosinella intemerata** n. sp.

Fig. 30

Taxonomie et évolution :

Le nom *intemerata* veut rappeler que le type de griffe de cette espèce est celui admis par les auteurs, depuis DENIS 1924c: 572, pour *Ps. immaculata* (LIE-PETTERSEN, 1896), à savoir: l'apex de la dent proximale postérieure dépasse légèrement l'apex de la dent proximale antérieure, sans atteindre l'apex de la dent impaire. On ne commence que maintenant à se douter que cette définition pourrait s'appliquer à plusieurs espèces différentes.

Nous avons eu la possibilité d'examiner des topotypes de *Ps. immaculata*, lesquels ont une griffe de type *virei*, et la dent proximale antérieure est beaucoup plus grande que la dent impaire. Par contre, chez notre espèce, la dent proximale antérieure et la dent impaire ont la même taille (fig. 30). En ce qui concerne la chétotaxie, les deux espèces diffèrent également beaucoup.

Ps. intemerata n. sp. paraît constituer un dilemme systématique: le quantum évolutif griffe le place près de *Ps. tarraconensis*, tandis que les caractères de la chétotaxie semblent indiquer son appartenance à une toute autre lignée généalogique. La présence du poil p sur l'abd. II et de R cilié à la base du labium rattache *Ps. intemerata* n. sp. à *Ps. theodoridesi* n. sp., qui ne possède pas cependant la soie accessoire s sur l'abd. IV, et chez lequel, toutes les soies de la base du labium sont en général ciliées. Mais l'évolution adaptative de *Ps. theodoridesi* n. sp. est beaucoup plus avancée que celle de *Ps. intemerata* n. sp.

Description :

Taille: 1,7-2,2 mm. Chez les grands spécimens, il y a de faibles traces de pigment bleu sur les tergites thoraciques et sur les tergites abdominaux I-III. Yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 1,7-1,85. Organe antennaire III pourvu de deux sensilles cylindriques. Antennes sans écailles. Macrochètes dorsaux: R011/00/0101+2. Disposition des macrochètes de l'abd. IV voir figs. 3 et 18. Chétotaxie de l'abd. II: paBq; le poil p est relativement petit et nous n'avons pas toujours pu l'observer, mais pensons que son absence occasionnelle est due au mauvais état de conservation des spécimens. Base du labium: $m_1m_2Rel_1l_2$; tous

ces poils, à l'exception de R, sont lisses ou faiblement rugueux. R est cilié et mesure environ ⅓ de m. Soie accessoire s de l'abd. IV présente. Dent impaire de la griffe (fig. 30) située à environ 50% de la crête interne. Les dents de la paire proximale naissent au même niveau, mais l'apex de la dent postérieure est plus distal que celui de l'antérieure, sans atteindre toutefois l'apex de la dent impaire. La dent proximale postérieure est plus développée que l'antérieure, dont la taille est identique à celle de la dent impaire. Empodium (fig. 30) en forme de lancette, et avec une dent externe très faible. Ergot tibiotarsal pointu (fig. 30). La dent apicale du mucron est plus grande que l'anteapicale.

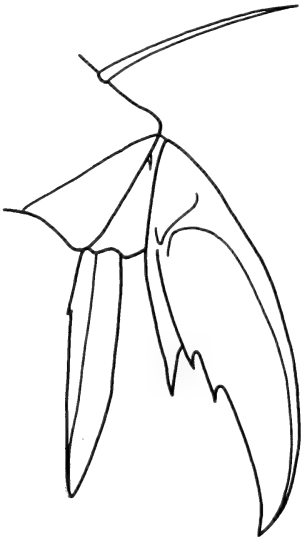


FIG. 30.
Pseudosinella intemerata n. sp.
Griffe III, face antérieure.

Station :

Cova de la Fou de Bor, Belver, La Seo de Urgel, Lerida, Espagne, 30 exemplaires, 21. VIII. 1910 (Biospeologica nº 376).

Types :

L'holotype, monté sur lame, et quelques paratypes, en préparations et en alcool, sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Quelques paratypes, conservés en alcool, se trouvent au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse et au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

18. **Pseudosinella theodoridesi** n. sp. [1]

Fig. 31

Taxonomie et évolution :

Ps. theodoridesi n. sp. est une espèce très intéressante, qui manifeste des caractères contradictoires: la présence d'yeux et de pigment, la position relativement distale de la minuscule dent impaire de la griffe, située à environ 45% de la crête interne (fig. 31), la longueur relativement grande de l'ergot tibiotarsal et relativement petite de la dent apicale du mucron, la chétotaxie de la base du labium avec tous les poils en général ciliés, le manque de s sur l'abd. IV et la non transformation de a en macrochète sur l'abd. II sont des caractères primitifs.

[1] Nom donné par CASSAGNAU in CAUCHOIS et THÉODORIDÈS 1954: 174 et 177. Ce nom est toutefois devenu « nomen nudum », car l'espèce en question n'a jamais été décrite.

Cependant, elle présente à la fois des caractères très évolués: griffe élancée à dents paires petites et déplacées proximalement (fig. 31), empodium à bord interne échancré dans sa moitié distale, antennes deux fois plus longues que la diagonale céphalique.

En outre, la présence de p sur l'abd. II et la ciliature de R sur la base du labium va à l'encontre de la corrélation habituelle: (p présent, r rudimentaire chez *Lepidocyrtus pallidus*) et (p absent, R cilié chez *Lepidocyrtus pseudosinelloides*), chacune de ces deux espèces étant l'ancêtre d'une lignée généalogique de *Pseudosinella*, dont les espèces présentent ladite corrélation correspondante à leur espèce-mère (GISIN 1967c: 7). On peut donc admettre que *Ps. theodoridesi* n. sp. est un représentant d'une lignée généalogique à part, dont l'origine est probablement antérieure à *Lep. pallidus* (r) et à *Lep. pseudosinelloides* (p = o). Chez *Lepidocyrtus serbicus* DENIS, 1936, également proche de la racine des *Pseudosinella* (GISIN 1965a: 521-522 et 1967b: 393-394), il y a le poil p sur l'abd. II et le poil R du labium est cilié comme chez la nouvelle espèce; mais le manque des poils a et q_1 chez *Lep. serbicus*, lesquels existent chez *Ps. theodoridesi* n. sp., rend problématique l'ascendance de cette espèce à partir de la première.

Description :

Taille: 2-3 mm. Pigment diffus sur tout le corps et concentré dans les yeux. Nous n'avons pas pu déterminer avec certitude le nombre des yeux: 5+5 ou 6+6? Cela à cause d'une régression partielle des yeux au point que les cornées sont mal définies. Antennes/diagonale céphalique = 2. L'organe antennaire III est pourvu de deux sensilles élargis, relativement petits. Articles antennaires sans écailles. Macrochètes dorsaux: R011/00/0101+2. Disposition des macrochètes de l'abd. IV voir figs. 3 et 18. Chétotaxie de l'abd. II: paBq. Base du labium: $M_1M_2REL_1L_2$; tous ces poils sont en général distinctement ciliés, mais quelquefois e est lisse ou rugueux, ce qui semble être constant au sein d'une même population. D'après des observations du Dr CHRISTIANSEN, *in litteris*, l'un ou les deux poils de la série M ou de la série L peuvent aussi occasionnellement être lisses. Soie accessoire s de l'abd. IV absente. Chacune des plaques dorsoapicales du manubrium est

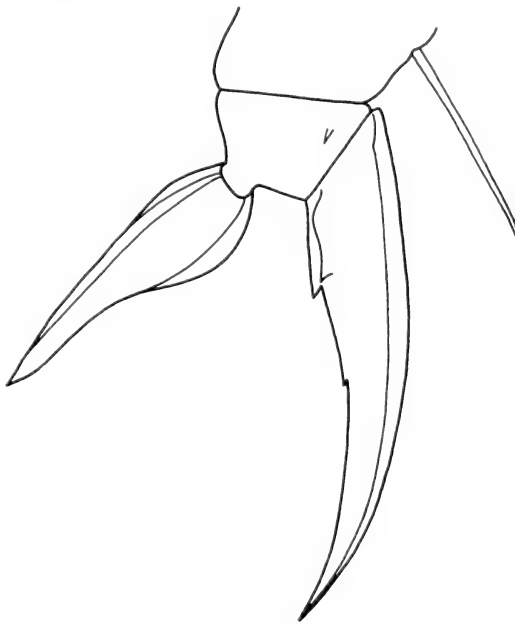


FIG. 31.
Pseudosinella theodoridesi n. sp.
Griffe III, face postérieure.

pourvue de 2 poils internes et de 5-6 poils externes par rapport aux 2 pseudopores. Griffe (fig. 31) élancée avec la dent impaire seulement ébauchée, située à environ 45% de la crête interne, et très souvent extrêmement difficile à observer. Les dents proximales sont assez petites, et situées au même niveau, à environ 23% de la crête interne, la postérieure n'étant pas plus développée que l'antérieure. Empodium (fig. 31) avec le bord interne concave dans sa moitié distale, présentant parfois l'ébauche d'une dent externe, ce qui semble variable au sein d'une même population. Ergot tibiotarsal long, dont l'extrémité peut être pointue, plus ou moins épaissie et même quelquefois spatulée. Ce caractère semble également être inconstant chez les individus d'une même population. Dent apicale du mucron relativement peu allongée, et plus grande que l'anteapicale.

Stations :

1) Grotte de Pène-blanque, Arbas, Aspet, Haute-Garonne, France, 12 exemplaires, 27. VII. 1908 (Biospeologica n° 231 — station de l'holotype).

2) Poudac gran, Arbas, Aspet, Haute-Garonne, 4 exemplaires, 4. VII. 1914 (Biospeologica n° 805).

3) Goueil di Her, Arbas, Aspet, Haute-Garonne, 1 exemplaire, 19. XII. 1919 (Biospeologica n° 976).

4) Idem, 3 exemplaires, leg. Coiffait, 13. II. 1951, transmis par Cassagnau.

5) Grotte de Gourgue, Arbas, Aspet, Haute-Garonne, 1 exemplaire, 19. XII. 1919 (Biospeologica n° 977).

6) Grotte de Noustens, Haute-Garonne, 1 exemplaire, leg. Coiffait, 13. II. 1951, transmis par Cassagnau.

7) Grotte de Lespugue, Saleich, Haute-Garonne, 1 exemplaire, leg. M[lle] Gubaro, 23. XI. 1961, transmis par Cassagnau.

8) Idem, 4 exemplaires, 8. IV. 1968, coll. Christiansen.

9) Grotte de Lestelas, Cazavet, Saint-Lizier, Ariège, France, 12 exemplaires, 29. V. 1920 (Biospeologica n° 1050).

10) Idem, 1 exemplaire, 9. VIII. 1926 (Biospeologica n° 1275).

11) Idem, 2 exemplaires, leg. Coiffait, VII. 1952, transmis par Cassagnau.

12) Grotte du Pic de Lestelas, Cazavet, Saint-Lizier, Ariège, 1 exemplaire, leg. Coiffait, IV. 1951, transmis par Cassagnau.

13) Grotte de Malarnaud, Montseron, Labastide-de-Sérou, Ariège, 4 exemplaires, 13. IX. 1909 (Biospeologica n° 292).

14) Grotte de Liqué, Moulis, Saint-Girons, Ariège, 1 exemplaire, 15. IX. 1909 (Biospeologica n° 295).

15) Idem, 5 exemplaires, 8. IV. 1968, coll. Christiansen.

16) Grotte de Peyort, Saint-Lizier, Ariège, 13 exemplaires, 8. IV. 1968, coll. Christiansen.

17) Idem, 2 exemplaires, 4. III. 1962, coll. Christiansen.

Types :

L'holotype, monté sur lame, et quelques paratypes, en préparations et en alcool, sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. D'autres paratypes, en préparations et en alcool, se trouvent au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse et au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

Résumé

Les auteurs décrivent 18 espèces nouvelles du genre *Pseudosinella* provenant de différentes grottes européennes et donnent des considérations systématiques et évolutives sur chacune d'elles. Ce travail fait partie d'une grande révision de ce genre, à laquelle un des auteurs (H. Gisin) a consacré les dernières années de sa vie.

Zusammenfassung

Die Autoren beschreiben 18 neue Arten der Gattung *Pseudosinella* aus verschiedenen europäischen Höhlen mit Überlegungen über deren taxonomische Position und Evolution. Diese Arbeit ist Teil einer grossangelegten Revision dieser Gattung, die der eine Autor (H. Gisin) vor Jahren in Angriff nahm und darüber verstorben ist.

Summary

18 new species of *Pseudosinella* from various European caves are described and their systematic position and phylogeny are considered. This work is part of a general revision of the genus, which was begun several years before the untimely death of one of the authors (H. Gisin).

BIBLIOGRAPHIE

Absolon, K. 1901. *Über einige teils neue Collembolen aus den Höhlen Frankreichs und des südlichen Karstes.* Zool. Anz. 24: 82-90.

Altner, H. 1963. *Beiträge zur Systematik und Ökologie der Collembolen norwegischer Küsten.* Sarsia 10: 35-55.

BONET, F. 1929. *Colémbolos cavernícolas de España*. Eos 5: 5-32.
— 1931. *Estudios sobre Colémbolos cavernícolas con especial referencia a los de la fauna española*. Mem. Soc. españ. Hist. natur. 14: 231-403.
— 1934. *Campagne spéologique de C. Bolivar et R. Jeannel dans l'Amérique du Nord (1928). 10. Collemboles*. Arch. Zool. exp. gén. 76: 361-377.
BÖRNER, C. 1901. *Neue Collembolenformen und zur Nomenclatur der Collembola Lubb.* Zool. Anz. 24: 696-712.
— 1903. *Neue altweltliche Collembolen, nebst Bemerkungen zur Systematik der Isotominen und Entomobryinen*. Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin: 129-182.
CAROLI, E. 1914. *Primi Collemboli raccolti nella Libia italiana*. Ann. Mus. zool. Univ. Napoli, s. n. 4: 1-10.
CARPENTER, G. H. 1897. *Collembola of Mitchelstown Cave*. Irish Natural. 6: 225-233, et 257-258.
— et W. EVANS. 1899. *Collembola and Thysanura of the Edinburgh District*. Proc. r. phys. Soc. Edinburgh 14: 221-266.
CAUCHOIS, Ph. et J. THÉODORIDÈS. 1954. *Résultats d'une exploration biospéologique dans l'Ariège*. Notes biospéol. 9: 171-177.
CHRISTIANSEN, K. 1961. *Convergence and parallelism in cave Entomobryinae*. Evolution 15: 288-301.
— 1965. *Behavior and Form in the evolution of Cave Collembola*. Evolution 19: 529-537.
— et D. CULVER. 1968. *Geographical variation and evolution in Pseudosinella hirsuta*. Evolution 22: 237-255.
DENIS, J. R. 1924*a*. *Sur la faune française des Aptérygotes (IV note)*. Arch. Zool. exp. gén. 62: 253-297.
— 1924*b*. *Sur la faune française des Aptérygotes. V. Note préliminaire*. Bull. Soc. entomol. France: 197-199.
— 1924*c*. *Sur la faune française des Aptérygotes (V note)*. Bull. Soc. zool. France 49: 554-586.
— 1931. *Collemboli di Caverne italiane*. Mem. Ist. ital. Speleol. (biol.) 2: 1-15.
— 1935. *Sur la faune française des Aptérygotes (XIX)*. Bull. Soc. Hist. natur. Toulouse 67: 353-358.
— 1936. *Collemboles récoltés en Yougoslavie et en Macédoine grecque par M. Paul Remy en 1930*. Ann. Soc. entomol. France 105: 263-277.
— 1938*a*. *Collemboli di Caverne italiane. Nota preventiva*. Grotte Ital. s. 2,2: 1-6.
— 1938*b*. *Collemboles d'Italie principalement cavernicoles*. Boll. Soc. adriat. Sci. natur. Trieste 36: 95-165.
— 1941. *Catalogue des Entomobryens Siraeformes et Lépidocyrtiformes*. Bull. sci. Bourgogne 9: 41-118.
GISIN, H. 1963*a*. *Collemboles d'Europe. V*. Rev. suisse Zool. 70: 77-101.
— 1963*b*. *Collemboles cavernicoles du Jura méridional et des Chaînes subalpines dauphinoises*. Ann. Spéléol. 18: 271-286.
— 1964*a*. *Synthetische Theorie der Systematik*. Zeit. zool. Syst. Evol. forsch. 2: 1-17.
— 1964*b*. *Collemboles d'Europe. VI*. Rev. suisse Zool. 71: 383-400.
— 1964*c*. *Collemboles d'Europe. VII*. Rev. suisse Zool. 71: 649-678.
— 1965*a*. *Nouvelles notes taxonomiques sur les Lepidocyrtus*. Rev. Ecol. Biol. Sol 2: 519-524.

GISIN, H. 1965*b*. *Pseudosinella dobati n. sp., cavernicole nouveau de l'Alsace, et sur Onychiurus handschini hussoni Denis, nov. comb.* Rass. speleol. ital. 17: 1-2.

— 1966. *Signification des modalités de l'évolution pour la théorie de la systématique.* Zeit. zool. Syst. Evol. forsch. 4: 1-12.

— 1967*a*. *La systématique idéale.* Zeit. zool. Syst. Evol. forsch. 5: 111-128.

— 1967*b*. *Deux Lepidocyrtus nouveaux pour l'Espagne.* Eos 42: 393-396.

— 1967*c*. *Espèces nouvelles et lignées évolutives de Pseudosinella endogés.* Mem. Est. Mus. zool. Univ. Coimbra 301: 1-21.

HANDSCHIN, E. 1928. *Höhlencollembolen aus Bulgarien.* Mitt. K. naturw. Inst. Sofia 1: 17-27.

JEANNEL, R. et E. G. RACOVITZA. 1910. *Enumération des grottes visitées 1908-1909 (troisième série).* Biospeologica XVI. Arch. Zool. exp. gén. 5e série, 5: 67-185.

— 1912. *Enumération des grottes visitées 1909-1911 (quatrième série).* Biospeologica XXIV. Arch. Zool. exp. gén. 5e série, 9: 501-667.

— 1914. *Enumération des grottes visitées 1911-1913 (cinquième série).* Biospeologica XXXIII. Arch. Zool. exp. gén. 53: 325-558.

— 1918. *Enumération des grottes visitées 1913-1917 (sixième série).* Biospeologica XXXIX. Arch. Zool. exp. gén. 57: 203-470.

— 1929. *Enumération des grottes visitées 1918-1927 (septième série).* Biospeologica LIV. Arch. Zool. exp. gén. 68: 293-608.

LIE-PETTERSEN, O. J. 1896. *Norges Collembola.* Bergens Mus. Aarb. 8: 1-24.

SCHÖTT, H. 1902. *Etudes sur les Collemboles du Nord.* Bih svenska Vet.-Akad. Handl. (Zool.) 28: 1-48.

YOSII, R. 1956. *Monographie zur Höhlencollembolen Japans.* Contrib. biol. Lab. Kyoto Univ. 3: 1-109.

Tome 76, n° 7 — Mars 1969

Reproduction du Chat forestier d'Europe (*Felis silvestris* Schreber) en captivité

par

B. CONDÉ et P. SCHAUENBERG

Faculté des Sciences, Zoologie approfondie, 54-Nancy, France
Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Avec 7 figures

I. HISTORIQUE

Les jardins zoologiques comptent le Chat forestier d'Europe ou Chat sauvage s. str. (*F. silvestris* Schreber) au nombre de leurs hôtes rares et occasionnels dès le milieu du siècle dernier. Un spécimen fut présenté au zoo d'Anvers en 1848 (GIJZEN, 1960); des Chats sauvages ont vécu au zoo de Francfort en 1860 (WEINLAND, 1860), à la Ménagerie du Château de Callenberg, près de Coburg, en 1863 (RÖSE, 1869), dans les jardins zoologiques de Budapest et de Hannover en 1866 (XANTUS, 1866), (NIEMEYER, 1867). En dépit de son entretien souvent considéré comme difficile et aléatoire, le Chat sauvage a fait preuve, dans quelques cas, d'une remarquable longévité. Cocks a gardé un spécimen durant près de 13 ans (BOETTGER, 1909) et son dernier pensionnaire mourut à la fin de 1927, après avoir vécu 16 ans en captivité (FLOWER, 1931). Le zoo de Stockholm possédait un Chat sauvage, acheté en février 1901, en Autriche, qui vivait encore en parfaite santé en février 1909 (BEHM, 1909).

La première reproduction de *F. silvestris* en captivité, connue de façon certaine, remonte à 1875 (COCKS, 1876) et concerne la sous-espèce *grampia* Miller, d'Ecosse. Cocks mentionne un certain M. Stuart, chargé de l'élevage des Chats sauvages de Lord Seafield, à Balmacaan (Ecosse), à qui il demanda des précisions sur la durée de la gestation. Stuart qui, selon toute vraisemblance, avait obtenu une ou plusieurs portées avant 1875, ne put toutefois donner satisfaction à Cocks. Ce dernier observa des copulations dans son propre élevage et fixa la durée de la gestation à 68 jours moins 10 heures (2 observations). Dans une

communication ultérieure, COCKS (1881) écrit avoir obtenu 4 portées consécutives de 1875 à 1878, mais précise une seule date de mise bas (21.V.1876); il note que les *F. silvestris* sont nettement plus gros à la naissance que les Chats domestiques. MILLAIS (1904), communique une seconde date de mise bas obtenue par Cocks (19.IV.1877). Le Jardin zoologique de Londres aurait enregistré la naissance de 2 *F. silvestris*, le 25.V.1878 (ZUCKERMANN, 1953).

En Europe continentale, le zoo de Münster, en Westphalie, semble détenir le mérite de la première reproduction de la forme nominale [1]. En date du 17 juin 1890, H. Landois, directeur, communiquait à Goffart, que le couple de Chats pensionnaire au zoo avait reproduit. La ♀, prise dans la forêt d'Eresburg, près de Stadtberge, en Westphalie méridionale, avait été couverte par un ♂ originaire des Vosges et avait mis bas 1 jeune au début de mai 1890 (GOFFART, 1890). Une heureuse coïncidence permit au zoo de Düsseldorf d'enregistrer une portée de 3 jeunes vers la fin du même mois; le couple avait été capturé dans la forêt de Kottenforst, près de Bonn, en 1889 (GOFFART, 1890). Dès 1903, F. Grabowski, Directeur du Jardin zoologique de Breslau, tenta, d'abord sans succès, l'élevage du Chat sauvage. Cependant, un couple pris jeune dans la région de Ransel, dans la Röhn, reproduisit en 1908. La ♀ mit bas 5 jeunes, le 1.V.1908; une seconde portée de 4 jeunes apparut le 19.IV.1909, suivie d'une troisième, également de 4 petits, le 1.V.1910. Les copulations ne furent jamais observées et le ♂ resta auprès de sa compagne après la mise bas. De ces 13 jeunes, 4 périrent en bas âge, mais les 9 autres furent élevés et cédés à d'autres zoos (GRABOWSKI, 1910); deux autres portées, en 1911 et 1912, portèrent à 18 le nombre des jeunes. LUKASZEWICZ (*in* MEYER-HOLZAPFEL, 1968) a précisé que 7 jeunes moururent, 5 furent dévorés par la ♀ ou par le ♂ et 6 seulement furent élevés, ce qui contredit le texte de Grabowski.

Si l'on excepte quelques hybrides, soit 3 jeunes de *F. silvestris* ♂ × *F. libyca ugandae* ♀, nés au zoo de Londres, le 14.VIII.1907 (POCOCK, 1907) et 3 portées d'hybrides entre *F. silvestris* ♂ et *F. catus* ♀ marbrée, obtenues en 1931, 1932 et 1933 par Mrs F. PITT (1933), il faut attendre 1938 pour retrouver une publication sur la reproduction du Chat sauvage en captivité. Le 16.V.1937, 4 Chatons sont nés au zoo de Cracovie et ont pu être élevés (TOMANEK, 1938), mais ceux-ci auraient été des hybrides (LUKASZEWICZ *in* MEYER-HOLZAPFEL, 1968). L'année suivante, F. Schmidt obtint la reproduction d'un couple capturé en 1937 dans le Harz; de 1939 à 1941, 3 mises bas se produisirent, toutes situées entre le 16 avril et le 31 mai (SCHMIDT, 1941).

L'année 1960 marque le début d'une période riche en naissances chez notre espèce. Deux établissements enregistrèrent des portées cette année-là: le zoo de

[1] Il convient de signaler la naissance de 5 Chatons au zoo de Nill, à Stuttgart, dès 1878 Il s'agit toutefois d'hybrides (*F. silvestris* ♂ × *F. catus* ♀, noire) (MARTIN, 1878).

Bucarest, où une Chatte mit bas 5 petits le 8.V.1960 et le Parc zoologique de Dählhölzli, à Berne, où 2 portées de 5 Chatons virent le jour de deux ♀, le 6 juin et le 17 août (MEYER-HOLZAPFEL, 1960).

A partir de cette date, les naissances de Chats sauvages se multiplièrent dans plusieurs zoos européens; les résultats de nos enquêtes, complétant les indications de la littérature, ont permis d'en faire l'inventaire.

II. CONSERVATION ET REPRODUCTION DANS LES DIFFÉRENTS PAYS[1]

Nous énumérons, dans l'ordre alphabétique des pays, les résultats obtenus.

République démocratique allemande

1. Forschungsstätte « Deutsches Wild », Werbellinsee (F. SCHMIDT, 1941).
   ♂ et ♀ du Harz (secteur de Mansfeld), pris respectivement en février 1937 et avril 1938.
   1939/1940/1941: 3 portées, toutes nées entre le 16.IV et le 31.V.
2. Tierpark Berlin (H. DATHE, *in litt.* 19.XI.64).
   ♂ du Harz, acquis le 29.XII.1959; ♀ du zoo de Bratislava, reçue le 4.V.1963.
   1964 (1.VII): 0/2.
   Elevage poursuivi avec succès en 1965 et 1966. Le ♂ a pu être laissé avec la ♀ sans inconvénient pour les jeunes (H. DATHE, 1968).
3. Zoologischer Garten Magdeburg (M. BURGER, 1964 et *in litt.* 18.XII.64).
   ♂ et ♀ du zoo de Budapest, acquis en 1958.
   1961 (2.VI): juv. dévorés.
   1962 (16.IV): 2/1 (2 morts de maladie à 4 mois, 1 ♂ survivant; la mère est morte 2 mois après la mise bas). Le ♂ a coopéré à l'élevage en apportant de la nourriture à la ♀.
   Elevage repris en 1965.

République fédérale d'Allemagne

4. Augsburger Tiergarten (Intern. Zoo Yearbook, 4, 1963)
   1962 (sans date): 1 juv.

[1] Pour l'année 1965 on trouvera dans Intern. Zoo Yearbook, 7, 1967, l'indication de 41 naissances (dont 7 ♂ et 7 ♀), à Berlin-Est, Berne, Bucarest, Cottbus, Katowice, Lodz, Magdeburg, Nuremberg, Ostrava, Prague et Varsovie. Pour l'année 1966, dans le volume 8 du même ouvrage, sont recensées 37 naissances (dont 17 ♂ et 12 ♀) à Berlin-Est, Berne, Calgary, Cottbus, Decin, Dvur Kralove, Innsbruck, Katowice, Leipzig, Lodz, Nuremberg, Osnabruck, Prague.

5. Löbbeck Museum-Aquarium, Düsseldorf (GOFFART, 1890).
♂ et ♀ de la forêt du Kottenforst, près de Bonn, pris en 1889.
1890 (fin mai): 3 juv.

6. Westfälischer zoologischer Garten e. V, Münster (GOFFART, 1890).
♂ pris jeune dans les Vosges et élevé par B. Altum; ♀ capturée dans la forêt d'Eresburg, près de Stadtberge, en Westphalie méridionale.
1890 (début mai): 1 juv.

7. Tiergarten Nürnberg (A. SEITZ, *in litt.* 10.XII.64).
♂ et ♀ du zoo de Varsovie, acquis le 12.I.1962 (proviennent vraisemblablement de Tchécoslovaquie).
1962 (9.IV): 1/2, morts à 48 heures.
1963 (11.V): 0 2 (une abattue le 3.VII (accident) et l'autre morte de maladie le 16.IX).
Nouvelles reproductions en 1965 et 1966.

— Aktien Verein des Zoologischen Gartens zu Berlin (H. G. KLÖS, *in litt.* 18.XII.64).
♂ du zoo de Cologne, acquis en 1956; ♀ du zoo de Berne, reçue en 1961.
Pas de reproduction fin 1964.

— Münchener Tierpark Hellabrunn (L. HECK jr., *in litt.* 3.XII.64).
♂ et ♀ du zoo de Subotica, Yougoslavie, acquis le 14.III.1960.
Pas de reproduction fin 1964.

— Wilhelma Botanisch-Zoologischer Garten, Stuttgart (*in litt.* anonyme).
♂ de l'Eiffel, reçu d'un particulier, le 1.XII.1954; ♀ achetée le 13.VI.1961, chez Mohr, à Ulm.
Pas de reproduction fin 1964.

Autriche

8. Alpenzoo, Innsbruck (H. PSENNER, *in litt.* 26.V.65).
Une ♀, capturée le 11.II.1965 près de Vézelay (Yonne), a été mise avec un ♂ de Tchécoslovaquie le 20.II.1965; des accouplements ont été observés dès le 24.II.65.
1965 (25.V): 4 juv.
Nouvelle reproduction en 1966.

— Tiergarten Schönbrunn, Vienne (MEYER-HOLZAPFEL, 1960).
1930. Une ♀, capturée gestante, a mis bas 3 ou 4 juv. qu'elle a ausitôt dévorés.

Danemark

— København's Zoologiske Have. Reproduction en 1959 (Intern. Zoo Yearbook, 1, 1959).

France

9. Zoo du Tertre Rouge, près La Flèche (Sarthe) (J. BOUILLAUT, *in litt.* 1.VIII.1963).
♂ et ♀ capturés adultes dans la Nièvre.
1962 (sans date): 2/2, morts de panleucopénie, en même temps que leur mère.

10. Parc zoologique du Lac des Settons, Dun-les-Places (Nièvre) (J. GRANSAGNES, *in litt.*).
♂ et ♀ capturés à Irancy (Yonne), en janvier 1963.
1964 (fin IV ou début V): 3 ou 4 juv., morts à 5 jours.
(16.VII): 0/4 (une isolée de sa mère vers 3 semaines et morte peu après): une laissée avec la ♀, morte vers 2 mois et demi; une donnée à Irancy, morte également (? entérite); la 4e, élevée en liberté, se tua accidentellement (chute), début octobre).

Remarque : C'est peu après la perte de sa portée d'avril-mai que la ♀ s'accoupla de nouveau (14.V) pour mettre bas en juillet.

Grande-Bretagne

(ssp. *grampia* Miller)

11. A. H. COCKS, Londres (1881).
♂ et ♀ de Guisachan, Rossshire, Ecosse (HAMILTON, 1896).
1875 (date non publiée).
1876 (21.V).
1877 (19.IV).
1878 (date non publiée).

12. Zoological Society of London (S. ZUCKERMANN, 1953).
1878 (25.V): 2 juv.

— Royal Zoological Society of Scotland, Edinburgh. (G. D. FISHER, *in litt.* 4.XII.1964).
4 ♂ reçus des Highlands (1 en 1961 et 3 en 1963), 1 ♀ reçue en 1963.
Pas de reproduction fin 1964.

— Paignton Zoological and Botanical Gardens (Devon) (A. P. J. MIKELMORE, *in litt.*, 9.XII.64).
♂ et ♀ reçus le 9.XI.1962 et le 11.I.1963 du Perthshire, Ecosse.
Pas de reproduction fin 1964.

Hongrie

— Fovaros Allat-Es Novenykertje, Budapest (C. G. ANGHI, *in litt.* 19.XII.64). Pas de reproduction pendant les 7 dernières années.

Pologne

13. Slaski Ogrod Zoologiczny w Katowiach (Intern. Zoo Yearbook, 6, 1966).
1964 (sans date): 2 juv.
Nouvelles portées en 1965 et 1966.

14. Miejski Park Ogrod Zoologiczny w Krakowie (TOMANEK, 1938, cité par M. MEYER-HOLZAPFEL, 1960).
1937 (16.V): 2/2, ont été élevés (LINDEMANN et RIECK, 1953), mais il s'agirait d'hybrides (cf. ci-dessus).

15. Miejski Ogrod Zoologiczny Warszawa (J. LANDOWSKI, *in litt.* 24.X.64).
1 ♂ et 2 ♀ de Roumanie, reçus du zoo de Bucarest, les 18.IV.1961, 29.V.1961 et 21.V.1964 (la première ♀ est morte en 1964).
1962 (15.V): 2/1, morts de panleucopénie.
1963 (14.V): 2/2.
Des hybrides (*silvestris* × *catus*) ont vu le jour en 1964 et 1965; une portée de *silvestris* en 1965 (0/1) (Intern. Zoo Yearbook, 6 et 7).

16. Miejski Ogrod Zoologiczny Wroclaw (anciennement Breslau) (F. GRABOWSKI, 1910).
1 couple de la région de Ransel, dans la Röhn.
1908 (1.V): 5 juv.
1909 (19.IV): 4 juv.
1910 (1.V): 4 juv.
Reproduction poursuivie en 1911 et 1912 (*cf.* Historique).

Roumanie

17. Gradina Zoologica Bucuresti (C. MIHAI, *in litt.* 17.X.1964)
1 ♂, capturé en 1962, et 4 ♀ (1960, 1961, 1962, 1963).
1960 (8.V): 2/3.
1961 (5.V): 4/1.
1962 (10.VI): 2/4.
1963 (26.IV): 2/3.
Nouvelle portée en 1965.

Suisse

18. Tierpark Dählhölzli, Berne (M. MEYER-HOLZAPFEL, 1960, 1968 et *in litt.*). 1 ♂ (Moritz) et 2 ♀ (Sabine et Céline) ont été achetés le 30 octobre 1958 à un marchand d'animaux de Tulln, près de Vienne. Le ♂ est adulte, les ♀ sont du printemps; tous proviennent de Bosnie et ont été garantis « pure-race » par le vendeur. Deux ♀ nées à Berne (Eliane, fille de Sabine et Betsy, fille de Céline) se sont également reproduites. Sabine est morte en novembre 1961, Betsy a été éliminée en automne 1963 et Céline est morte en 1966.
1960 (6.VI) Céline: 3/2.
(17.VIII) Sabine: 1/4.
1961 (2.IV) Sabine: 2/4.
(18.VIII) Sabine: 3/0 ♀ morte fin 61.
(2.3.VI) Céline: 5/3 dont 2 ♂ mort-nés.
1962 (III) Céline: 2/2.
(V) Eliane: 1/1.
(11.V) Betsy: 2/0 un mort après 4 jours, l'autre (Yvan) abandonné, élevé par une Chatte domestique, puis cédé à P. Schauenberg.
1963 (20.V) Céline: 3/1 et 2 mort-nés de sexe non reconnu; 2 ♂ moururent peu après; les survivants (♂, ♀) acquis par P. Schauenberg et en dépôt, depuis le 26.XI.63, au Laboratoire de Zoologie approfondie de la Faculté des Sciences de Nancy.
1964 (29.IV) Eliane: 0/1 morte le même jour.

Addendum. De 1965 à 1967, Céline, Eliane et Tatra, une nouvelle ♀ achetée au zoo de Bratislava, ont produit 7 portées comprenant en tout 27 jeunes, dont 11 ♂ et 13 ♀. Une nouvelle portée de 6 juv. est née de Céline le 29.III.65.

Tchécoslovaquie

19. Zoologicka Zahrada Mesta Brna (S. KRALIK, *in litt.* 12.XII.64).
♂ de Roznava, en Slovaquie, capturé le 30.I.1959; ♀ de Bulgarie, acquise en 1960.
1962 (28.IV): 1/2.
1963 (27.IV): 0/1.
1964 (15.IV): 1/3.
(1.V): 3/1.
En 1964, les 2 ♀ ont mis bas dans le même abri.

20. Zoologicka Zahrada Decin (Vlad. STILL, *in litt.*).
♂ et ♀, capturés adultes en Slovaquie, en 1962 et 1961.
1962 (7.V): 4 juv. dévorés par le ♂ le 7^{e} jour.

1963 (22.V): 2/2.
1964 (20.IV): 2/1 et 2 non sexés (1 disparu et 1 mort d'entérite).
Nouvelle reproduction en 1966.

21. Zoologicka Zahrada v Praze (Jiri VOLF, 1968 et *in litt.* 24.X.64).
♂ et ♀ pris dans les monts Iribec en Slovénie centrale, en automne 1962 et nés probablement au printemps de la même année.
1963 (9.V): 1/1.
(3.VIII): 0/3.
1964 (5.IV): 1/1.
(9.VIII): 0/1 morte le 10.VIII.
De 1965 à 1967, 12 autres portées ont été obtenues (15/16).
Les deux portées successives de la ♀, en 1963 et 1964, seront discutées plus loin. Ces cas sont à rapprocher de celui de la ♀ du Lac des Settons (*cf.* ci-dessus, 10).

Yougoslavie

22. Zooloski vrt grada Zagreba (Intern. Zoo Yearbook, 3, 1962 et *in litt.*).
Une reproduction signalée en 1961, sans autre indication. Un couple, arrivé en octobre 1963 de la Province de Bosnie, n'a pas reproduit en 1964.

III. TABLEAU RÉCAPITULATIF DES PORTÉES

N° de l'Etablis.	Année	Mars	Avril	Mai	Juin	Juill.	Août	Nombre de juv.	♂	♀
1.	1939		16 — 31					?		
	1940		16 — 31					?		
	1941		16 — 31					?		
2.	1964					1		2	0	2
3.	1961				2			?		
	1962		16					3	2	1
4.	1962			sans date				1	?	?
5.	1890			fin				3	?	?
6.	1890			début				1	?	?
7.	1962		9					3	1	2
	1963			11				2	0	2
8.	1965			25				4	?	?
9.	1962			sans date				4	2	2
10.	1964		fin ou début					?		
	1964					16		4	0	4

N° de l'Etablis.	Année	Mars	Avril	Mai	Juin	Juill.	Août	Nombre de juv.	♂	♀
11.	1876			21				2	?	?
	1877		19					?		
12.	1878			25				2	?	?
13.	1964			sans date				2	?	?
14.	1937			16				4	2	2
15.	1962			15				3	2	1
	1963			14				4	2	2
16.	1908			1				5	?	?
	1909		19					4	?	?
	1910			1				4	?	?
17.	1960			8				5	2	3
	1961			5				5	4	1
	1962				10			6	2	4
	1963		26					5	2	3
18.	1960				6			5	3	2
	1960						17	5	1	4
	1961	même ♀	2					6	2	4
	1961						18	3	3	0
	1961				2—3			8	5	3
	1962			11				2	2	0
	1962			? jour				2	1	1
	1962	? jour						4	2	2
	1963			20				6	3	1
	1964		29					1	0	1
19.	1962		28					3	1	?
	1963		27					1	0	1
	1964		15					4	1	3
	1964			1				4	3	1
20.	1962			7				4	?	?
	1963			22				4	2	2
	1964		20					5	2	1
21.	1963	même ♀		9				2	1	1
	1963						3	3	0	3
	1964	même ♀	5					2	1	1
	1964						9	1	0	1
Totaux 1876-1964		1	12	20	4	2	4	153	54	63
			4							
Totaux 1965-1966[1]:								92	30	24
TOTAL GÉNÉRAL:								245	84	87

[1] Les indications du Yearbook vol. 7 et 8 (78 naissances dont 24 ♂ et 19 ♀) ont été complétées par les données de M. MEYER-HOLZAPFEL (1968) pour l'élevage de Berne (14 naissances omises, parmi lesquelles 6 ♂, 5 ♀ et 3 ? sexes).

Bien que les renseignements soient souvent incomplets, on peut néanmoins faire les remarques suivantes:

1° La plupart des portées (36 sur 47) sont nées en avril et surtout en mai; les plus précoces se situent dans la 2e quinzaine de mars (17.III à Prague en 1965, fin mars à Berne en 1965, 1966); les plus tardives sont apparues dans la seconde

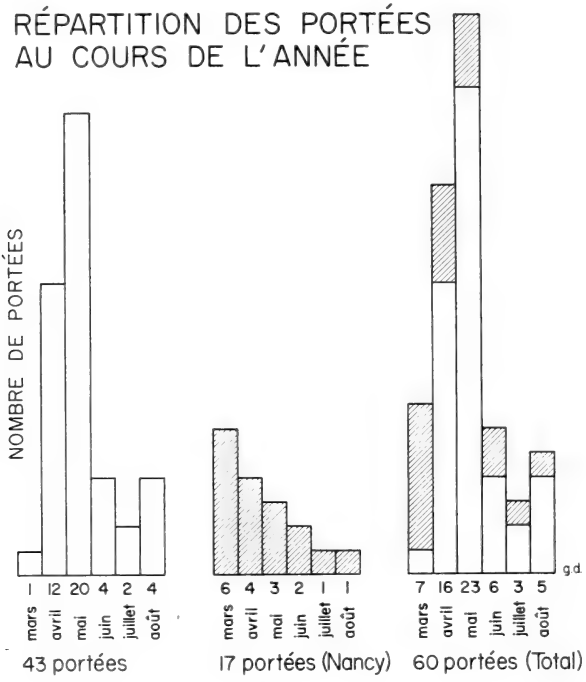


FIG. 1.

Graphiques arrêtés en 1968 pour Nancy, en 1964 pour les autres élevages.

quinzaine d'août (18.VIII à Berne en 1961). Parmi les parturitions tardives, deux au moins correspondent à des portées de remplacement typiques: la ♀ de Prague en 1963 et celle du Lac des Settons en 1964 avaient respectivement détruit ou perdu leur portée de printemps. Dans un 3e cas (Prague, 1964), les jeunes du printemps avaient été retirés à leur mère vers l'âge de 2 mois, tandis que, dans les conditions normales, la ♀ prend soin des jeunes pendant au moins 4 mois, ceux-ci tétant occasionnellement longtemps après le sevrage proprement dit qui peut intervenir, en élevage, dès 40 à 50 jours. Cette seconde portée ne diffère donc pas fondamentalement d'une portée de remplacement, mais comme elle a échoué (une seule ♀, morte le lendemain), J. VOLF (1968) suppose que la chatte n'était pas

physiologiquement prête à une nouvelle maternité. Il ne reste ainsi que le cas de Berne (2 avril et 18 août 1961) pour lequel on ignore la date de retrait des premiers petits.

Ces faits sont bien connus chez le Chat domestique. LONGLEY (1911) déclare que si les jeunes sont retirés précocement, la ♀ peut revenir en chaleur trois à six semaines après la parturition et certaines observations suggèrent que le délai peut être plus court. Chez *silvestris* cependant, le retour en rut de la ♀ paraît beaucoup plus sporadique (*cf.* ci-dessous), ce qui justifierait dans une large mesure le concept du « monoœstrisme » de l'espèce, défendu par les auteurs anciens (SUMINSKI, 1962).

2° Des portées de 6 juv., qui égalent le maximum constaté usuellement dans la nature, sont apparues à Bucarest et surtout à Berne (Sabine et Céline). La portée de 8, née à Berne (Céline), est tout à fait exceptionnelle et peut êtrer approchée de l'observation de RUKOWSKI (1955) sur la présence de 7 foetus chez une chatte du Caucase. Des portées de 7 juv. sont connues chez le Chat domestique. Deux ♀ mettant bas dans le même « gîte », comme à Brno en 1964 [1], ou l'activité de kidnapping décrite plus loin, peuvent être à l'origine des portées atteignant 10 juv. que NOVIKOV (1956) attribue à *F. ocreata* Gmelin (=*silvestris caudata* Gray).

La moyenne par portée, établie sur 61 cas, est de 3,42; elle est de 4 pour l'élevage de Berne, de 3 pour celui de Prague. Pour 41 portées observées dans la nature, en Allemagne, la moyenne est de 3,32 (HALTENORTH, 1957). Chez le Chat domestique, elle varie, selon les auteurs, de 3,88 à 4,03 (ASDELL 1964).

3° Il y a sensiblement égalité numérique des sexes: 84/87 pour l'ensemble des naissances connues; dans les cas particuliers des 2 élevages les plus importants, on trouve 33/31 à Berne, 17/22 à Prague.

4° Les portées constituées de représentants d'un seul sexe sont beaucoup plus rares que les portées « bisexuées ». Au début de notre étude, nous avions été impressionnés par d'importantes portées « unisexuées », nées au Laboratoire ou trouvées dans la nature. P. LEYHAUSEN (*in litt.* 16.VII.64) avait lui aussi été frappé par les portées ne comportant qu'un seul sexe chez *silvestris* et chez le Lynx. L'ensemble des documents réunis n'est pas en faveur de cette singulière particularité.

5° Des jeunes ont été dévorés ou détruits en diverses circonstances (Magdebourg, Vienne, Berne, Decin, Prague), soit par la ♀, soit, plus rarement, par le ♂ (Decin). Il faut mettre à part le cas de Prague où la ♀ tua 2 de ses jeunes âgés de 3 mois 1/2 (104 jours); il s'agit là d'un accident très exceptionnel; la

[1] Egalement à Nancy en 1968 (♀ III et V).

concurrence alimentaire, très vive chez certaines ♀, peut être responsable parfois de morsures ou de griffes sans gravité (pattes, oreilles, sommet du crâne etc.), mais nous avons laissé des jeunes avec leur mère pendant un ou deux ans sans incident sérieux [1]. Le « renvoi » des jeunes par la ♀, fixé à 3 mois par Volf, est aussi anormalement précoce; LINDEMANN (1955) indique 5 mois, ce qui correspond mieux à nos observations. A noter que les petits peuvent être dévorés après leur mort et non tués.

En ce qui concerne le ♂, l'accord n'est pas fait sur l'opportunité de le laisser avec sa compagne après la mise bas. M^me^ Meyer-Holzapfel estime que la ♀ est assez agressive pendant cette période pour repousser le ♂, mais ce n'est pas toujours exact. Il est improbable que le ♂ s'attaque directement aux jeunes; par contre, il peut perturber la ♀ de diverses manières pendant la parturition elle-même ou l'allaitement. Les relations entre les partenaires sont en effet variables d'un couple à l'autre et le succès de l'élevage en famille paraît en dépendre essentiellement. Des faits analogues ont été rapportés chez d'autres petits Félidés, *Prionailurus viverrinus*, par exemple, à Philadelphie et à Francfort (ULMER, 1968). Selon notre expérience, le ♂ ne participe pas utilement à l'élevage, sinon que les jeunes jouent volontiers avec lui et se glissent entre ses pattes comme pour têter. Le ♂ lèche souvent leur fourrure, probablement en raison de l'odeur de la ♀ dont elle est imprégnée, mais il lui arrive aussi de mordre les jeunes à la nuque, au cours de simulacres de copulations (*cf. infra*).

6° Le taux de mortalité est très élevé parmi les jeunes; outre les morts précoces (entre la naissance et quelques jours), beaucoup de décès ont lieu entre 2 et 4 mois; le plus souvent les causes ne sont pas connues avec précision, mais il est fait mention à plusieurs reprises d'entérite ou de panleucopénie. La nécessité absolue de vacciner contre cette dernière est soulignée par plusieurs correspondants, ce qui rejoint notre propre expérience, les traitements curatifs s'étant tous avérés inefficaces, à l'exception du sérum homologue.

7° L'origine géographique des animaux est, dans l'ensemble, connue de façon assez satisfaisante, sauf dans le cas des marchands d'animaux pour lesquels un doute est toujours permis. A part les anciennes reproductions obtenues en Grande-Bretagne et qui ne semblent pas avoir été renouvelées, les élevages concernent des spécimens du continent, provenant souvent d'Europe centrale (Slovaquie, Roumanie, Slovénie, Bosnie), plus rarement de l'Eifel, du Harz et de

[1] Sauf le cas très récent (24.IX.68) dans lequel une ♀, isolée dans une cage exiguë avec deux de ses jeunes âgés de 5 mois, attaqua l'un d'eux à la nuque, provoquant des troubles locomoteurs, caractérisés par une hypotonie et une incoordination motrice, lesquels ont disparu très progressivement dans un délai de 3 semaines (Dr. vét. J. P. FIRON).

l'Est de la France. A ce titre, ils appartiennent à la forme nominale telle que l'a redéfinie HALTENORTH (1953).

On ne possède cependant aucune description des reproducteurs ni la moindre étude anatomique, celle-ci n'étant possible que sur le cadavre. Dans ces conditions, la question épineuse du « degré de pureté » des animaux ne peut être abordée avec profit. On a souvent suspecté des « hybrides », dans le cas de Cracovie par exemple (*cf.* ci-dessus) et aussi lorsque furent annoncés les succès de l'élevage de Berne (J. NOUVEL, communication verbale). SUMINSKI (1962) prétend que « la férocité et la sauvagerie des Chats sauvages » rendit presque impossible leur élevage dans les jardins zoologiques au XIX^e siècle; il rappelle que les études sur la durée de gestation ont été effectuées au cours du XX^e siècle « à une époque où il n'y avait presque plus de Chats sauvages de forme pure ». La pensée de cet auteur est difficile à suivre car, un peu plus loin, il exprime l'hypothèse « que la majorité des bâtards mâles est stérile », ce qui s'accorde mal avec les réussites d'élevage obtenues de nos jours.

Quoi qu'il en soit, les caractères propres de notre espèce n'étant pas encore fixés avec la précision désirable, on doit s'attendre à des contestations; celles-ci ont principalement pour origine le polymorphisme de *silvestris* qui est plus accentué dans certaines régions que dans d'autres et la valeur relative qu'il convient d'attribuer à certains caractères externes, tels que les marques du pelage (intensité, dessin), les taches blanches sur les orteils, la couleur de la touffe interdigitale (tache plantaire de Brand), l'extension de la tache sombre du métatarse et la couleur du reste du pied, la longueur relative et la forme exacte de la queue, la longueur des membres, etc.

Il serait donc nécessaire que tout animal venant à mourir soit conservé entier pour permettre une étude ultérieure et la comparaison des spécimens issus d'une même lignée.

IV. ELEVAGE DE NANCY

De 1963 à 1968, 17 portées issues de 7 ♀ (I à VII) et de 5 ♂ (A à E), et totalisant 53 jeunes nés vivants, ont vu le jour. Une 18^e gestation (♀ IX × ♂ F) a été interrompue le 3.VII.68, vers 35-40 jours (2 foetus nus), par un avortement attribué à un déplacement de la ♀[1]. Une 19^e gestation, correspondant à des hybrides spontanés entre la ♀ VIII et un ♂ domestique non identifié, s'est achevée régulièrement entre le 27 et le 29.VI.68; les jeunes, déposés en un lieu inconnu, ont vécu jusque vers le 19.VII.

[1] Transfert au Jardin zoologique de Mulhouse.

Identification des reproducteurs.

1/♀ I à IX.

Les ♀ I (Minette) et III (Lili) ont été capturées adultes, respectivement dans l'Yonne (XI.62) [1] et en Meurthe-et-Moselle (II.65) [2]. La ♀ VII est une fille de la ♀ I avec le ♂ A, née le 26.V.66. Les ♀ IV, V et VI sont issues de la ♀ III, soit avec le ♂ A (IV, née le 25.IV.66), soit avec le ♂ C (V, VI, nées le 20.III.67). La ♀ II est née dans l'élevage de Berne (Tierpark Dählhölzli), le 20.V.63. La ♀ VIII a été recueillie en forêt d'Amance (Meurthe-et-Moselle), le 2.VIII.67, âgée d'environ 4 jours [3]; l'élevage au biberon lui ayant conféré une forte empreinte, il fut possible de l'élever en liberté totale. La ♀ IX fut prise à Lesse (Moselle), le 3.IX.67, âgée de moins de 8 jours [4] et allaitée par une ♀ domestique.

2/♂ A à F.

Les ♂ A (Tom) et D furent capturés adultes, le premier en Haute-Marne (XII.62) [5], le second dans l'Yonne (II.65) [6]; le ♂ C (Tom II) est un fils de A et de I, né le 29.IV.64; le ♂ B est issu de la même portée que la ♀ II. Le ♂ E fut recueilli dans les bois d'Hammeville (Meurthe-et-Moselle), le 28.X.66, âgé de 40 jours environ [7]; il fut sevré immédiatement. Le ♂ F appartient à la même portée que la ♀ IX et fut élevé comme elle [8].

Remarque. Les 3 ♂ issus du ♂ B et de la ♀ II (frère et sœur), les 18.III.66 et 25.III.67 présentent des manifestations de rut atténuées et n'ont pas été accouplés jusqu'à présent.

Tous ces spécimens présentent l'ensemble des caractères externes que l'on attribue généralement à *F. silvestris*; l'étude anatomique est faite à mesure de la mort des animaux (♀ I et V, et ♂ A et B jusqu'ici). Il en est de même de leur progéniture.

Le poids des ♀, hors gestation, se situe entre 4 et 5 kg; celui des ♂ entre 5 et 7,5 kg. Une importante variation saisonnière s'observe, principalement chez les ♂. Ces données sont conformes aux observations faites dans la nature dans l'Est de la France; elles paraissent valables pour l'ensemble de l'Europe (Novikov, 1956; Volf, 1968).

---

[1] Région de Vézelay, don de M. Guibert, S.T.A.C.E.L., Fronteau (Deux-Sèvres).
[2] Moineville, don de M. Membré, garde-chasse.
[3] Don de M. Gix, garde-chasse fédéral.
[4] Don de M. Sun.
[5] Région de Chaumont, don de M. L'Huillier.
[6] Région d'Irancy, don de M. Podor, lieutenant de louveterie.
[7] Don de M. Wucher.
[8] Cette portée comptait en outre une autre ♀ et 3 autres ♂; les jeunes ont été allaités 2 par 2 par 3 Chattes domestiques.

Alimentation et parasites

L'alimentation est constituée de proies vivantes ou fraîchement tuées (Rats, Souris, Cobayes, occasionnellement Poussins); principalement pendant la période de forte alimentation (de la mi-juillet à décembre), nous distribuons en supplément des abats de poulets soigneusement dégraissés (têtes, cous, pattes, gésiers etc.); un œuf est donné de temps à autre; la viande de boucherie, utilisée occasionnellement, est un véhicule pratique pour les vitamines, les oligo-éléments et les drogues. La nourriture est distribuée au moins une fois par jour, le soir; par temps frais, une ration supplémentaire est fournie en fin de matinée. Les animaux affamés (♀ pendant le 2e mois de gestation par exemple) reçoivent quelques morceaux entre-temps. Nous n'observons pas de journée de jeûne hebdomadaire, mais la ration quotidienne varie selon les besoins ou l'appétit de chacun. Il importe, pour des raisons d'hygiène, que les aliments ne séjournent pas dans les cages; ce qui n'est pas consommé immédiatement est retiré.

Des touffes de graminées (Dactyle surtout) sont en permanence à la disposition des animaux; jeunes et adultes en font une consommation importante et, pendant la mauvaise saison, ils mangent les feuilles ou les tiges desséchées. L'herbe est régurgitée, peu après son ingestion, avec du liquide stomacal contenant éventuellement des débris alimentaires tels que poils, fragments de peau épaisse ou parties dures, ou bien elle effectue un transit intestinal complet qui peut être très rapide (moins d'une heure); certains excréments sont ainsi constitués par un volumineux bouchon d'herbe, enrobé plus ou moins complètement de matière fécale. Il est possible de conserver des spécimens en bonne santé sans le secours d'herbe (élevage de Berne et essais personnels), celle-ci ne jouant, autant qu'on sache, qu'un rôle mécanique, mais l'avidité avec laquelle les animaux la broutent lorsqu'ils en ont été privés quelque temps nous paraît justifier son usage. D'autre part, les troubles du tractus digestif qui accompagnent souvent les brusques variations météorologiques, paraissent atténués par l'ingestion d'herbe.

L'eau fraîchement tirée est très appréciée; il faut donc renouveler la boisson au moins chaque jour [1]. L'hygiène est assurée au mieux, mais nous veillons avant tout à ce que les nettoyages ne constituent pas une perturbation, mais soient au contraire l'occasion de contacts et si possible de jeux avec les animaux. Le facteur humain est essentiel dans l'élevage des Félidés, petits ou grands; le meilleur soigneur est tout juste assez bon pour ces animaux timides et trop facilement inhibés par un environnement inadéquat (LEYHAUSEN, 1961; VAN BEMMEL, 1968).

Les parasites du tractus digestif ont causé peu de problèmes, d'autant que la faune d'Helminthes (Nématodes, Cestodes) est toujours beaucoup plus dense

[1] Il faut tenir compte aussi de l'habitude fréquente, surtout chez certains individus, de déposer les fèces et l'urine dans l'eau, même lorsqu'ils disposent de substrats meubles (sciure, sable, débris végétaux etc.).

chez les individus libres que chez nos pensionnaires. Par contre, les Puces *(Ctenocephalides)* se sont révélées gênantes pour les adultes, principalement au cours de l'été et de l'automne, et dangereuses pour les nouveaux-nés [1]. Leur nombre est heureusement très limité dans les enclos édifiés en plein air et les jeunes, nés sous ces conditions, n'ont eu à subir aucun traitement insecticide. En plein air, comme dans la nature, des Ixodes s'installent parfois, principalement à la base des oreilles et à l'angle externe de l'œil; les animaux n'en paraissent pas incommodés et ne font aucun effort pour se débarrasser de ces parasites.

Installation

Les circonstances nous ont contraints à utiliser, pour la plupart des gestations et l'élevage des jeunes, des compartiments de 4 à 10 m^2 seulement, à sol cimenté, soumis aux conditions climatiques extérieures, à l'exception de la pluie et de la neige, dont les animaux étaient protégés partiellement, et du grand soleil en été. Des claies de roseaux se sont montrées efficaces pour atténuer les élévations rapides de température qui éprouvent beaucoup une espèce forestière. Ces conditions de vie sont néanmoins précaires et trop artificielles.

Il serait souhaitable de disposer d'un espace aussi vaste que possible, pourvu de cachettes, d'arbres vivants et morts, et de végétation arbustive et herbacée. Des branches horizontales, situées de 1 à 3 m du sol, serviront de postes d'observation, de lieux de repos et de refuges en cas d'alerte (approche de personnes inconnues, bruits insolites, altercation avec un congénère etc.). La situation de l'enclos devra être choisie de façon à le protéger, autant que possible, des variations de température brusques et de grande amplitude en été, et du grand vent en hiver, ce qui est le cas des biotopes forestiers fréquentés par l'animal. Le sol naturel contribue à la régulation thermique et conserve, par temps chaud, une certaine fraîcheur appréciée des animaux; bien que ceux-ci aiment à s'étendre au soleil, ils souffrent de la chaleur rayonnée par une dalle en ciment par exemple. Le froid vif est bien toléré et il est inutile de calorifuger les abris; nous avons vu des Chats se tenant à l'extérieur par des températures de l'ordre de —20°C. Les animaux ne craignent pas la neige et se tiennent souvent immobiles sous les flocons; ils supportent de même de fortes pluies, ne gagnant un abri que si l'averse est longue et particulièrement intense. Une zone de sol meuble (sable ou tourbe) sera adoptée par les animaux pour y déposer leurs excréments solides et leurs urines.

L'entretien de l'enclos s'apparente davantage au jardinage qu'à un nettoyage conventionnel. Une faunule d'Arthropodes (Cloportes, nombreuses Fourmis, Dermestides, Histérides, Staphylinides, quelques Vespides) contribue à l'élimina-

[1] Novikov (1956) rapporte que le Chat sauvage est quelquefois contraint d'abandonner son gîte infesté par les Puces.

tion des petits déchets alimentaires. En règle générale, la nourriture sera distribuée à la tombée de la nuit (*cf.* ci-dessus) et l'enclos visité le matin.

Depuis 1966 nous avons pu disposer d'une cage qui, malgré des dimensions insuffisantes (20 m² sur 3 m de hauteur), se rapproche de l'enclos idéal décrit ci-dessus. Edifiée dans un jardin ombragé [1], elle est adossée à un mur d'angle et affecte la forme d'un pentagone irrégulier; elle est protégée de la pluie par le feuillage des arbres, surtout celui d'un gros If (*Taxus baccata* L.) dont le tronc et les premières branches sont inclus dans la construction; des gîtes étanches sont à la disposition des animaux. Cette cage s'est avérée convenable pour loger un couple adulte (♂ C et ♀ III) et une ♀ jeune (IV, fille de III); en 1967, les deux ♀ y ont mené à bien leur gestation et leur parturition suivie, pour la ♀ adulte, de l'élevage de 3 jeunes (1/2) qui ont atteint l'âge adulte en compagnie de leurs parents. En 1968, les 4 ♀ (III, IV, V VI) ont été gestantes et 3 ont mis bas en famille, la 4e (IV) ayant dû être isolée, 6 jours avant sa parturition, en raison de son activité de kidnapping vis-à-vis de sa mère (III) qui élevait 5 jeunes (4/1); les 2 ♂, âgés respectivement de 4 et 1 an, se sont fort bien tolérés.

Un tel groupe familial nécessite des distributions de nourriture particulièrement copieuses pour que les petits ne pâtissent pas de la concurrence alimentaire qu'exercent les adultes, leur mère y compris. La santé des animaux est, jusqu'à présent, particulièrement bonne dans cette cage, quoique le taux d'infestation par les Nématodes intestinaux y semble plus élevé qu'ailleurs (contamination par le sol). Le contrôle individuel des jeunes est rendu également plus difficile par la présence des adultes et surtout la disposition des lieux (obstacles et refuges variés).

Reproduction

La moyenne par portée est de 3,11; cependant, si l'on distribue les portées d'après le nombre de jeunes, on constate la fréquence élevée des portées de 4 (7 cas) et de 2 (5 cas) petits.

La fréquence relativement élevée des portées de 4 juv. apparaît peu à Prague et pas du tout à Berne. Sur 79 portées dénombrées par contre, les sommets correspondant à 2 juv. et surtout à 4 juv. se détachent assez nettement.

Les parturitions s'étalent du 17 mars au 19 août, avec un maximum du 17 mars au 16 avril (8 sur 17). A partir de la mi-juin, il s'agit clairement de naissances retardées par une perturbation du cycle de reproduction, soit que les premiers accouplements de l'année n'aient pas été suivis de gestation, soit que la portée de printemps ait été manquée.

[1] A Nancy, 26, rue de la Ravinelle. Cette cage est remplacée, depuis octobre 1968, par un enclos de 128 m² sur 5 m de hauteur, installé à la campagne (Poste de Velaine, M. et M.) et fondé sur les mêmes principes.

La première éventualité est illustrée par la ♀ I en 1963 et 1965. En 1963, elle avait présenté des manifestations de rut dès février, mais elle ne fut réunie à un ♂ que le 27 avril, quelques jours après son arrivée à Nancy; des copulations furent observées le jour même, mais ne furent pas suivies de gestation; aucune manifestation sexuelle ne fut constatée jusqu'au 15 juin, date à laquelle la ♀ entra en œstrus (un accouplement vu le 18), avec pour conséquence une parturition le

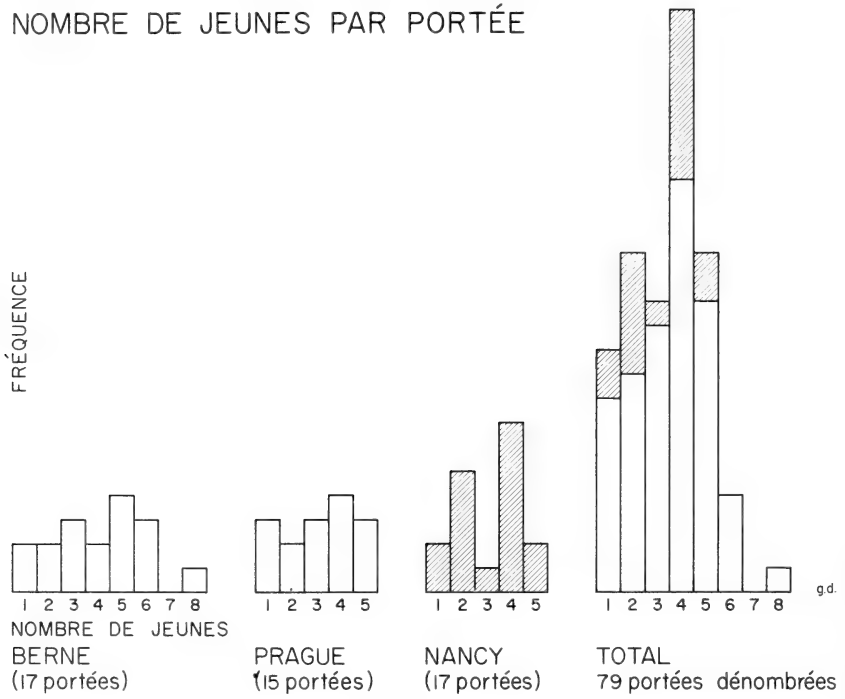


FIG. 2.

19 août. En 1965, la ♀ est en œstrus du 13 au 16 février, mais sans résultat, malgré l'activité du ♂; elle revient en rut du 26 avril au 1er mai et met bas le 3 juillet.

La seconde possibilité est mise en évidence par la ♀ II en 1965. Primipare le 28 mars, la portée (1 ou 2 juv.) est abandonnée et meurt le 29. Un nouveau cycle se déroule du 21 au 25 avril; la mise bas, suivie d'un élevage parfait, prend place le 30 juin. Il s'agit donc là d'une portée de remplacement typique. En revanche, aucune ♀ ayant élevé normalement sa portée n'a, jusqu'ici, présenté un œstrus complet, la lactation terminée. De même, les primipares de 1967 (IV) et de 1968 (V, VI, VII) qui ont toutes perdu leurs portées précocement, n'ont pas manifesté de 2e œstrus; il en a été de même pour la ♀ II en 1968.

Notons que des ♀ peuvent présenter certains comportements de l'œstrus (vocalisations, frottements contre des objets etc.) sans qu'un cycle complet se

Le tableau ci-dessous donne le détail de 17 portées

Couples	1963	1964	1965	1966	1967	1968
I × A	18-19.VIII 2 (?) ? primipare abandon	28-29.IV 5/0 soins	2-3.VII 2 (1/?) soins partiels	26.V 3/1 soins ♀ I morte le 17.X		
II × B	née 20.V	pas de gestation	27-28.III 0/1 perturba- tion par le ♂ et abandon 30.VI 0/4 soins	17-18.III 1/1 soins	24-25.III 2/2 soins ♂ B tué acciden- tellement vers 20.VII	
II × D	—	—	—	—	—	17.III 1/3 perturba- tion par le ♂
III × A	—	—	acquise 4.II pas de gestation	24-25.IV 0/1 ? primipare soins		
III × C	—	—	—	—	19-20.III 1/3 soins	23-24.III 4/1 soins
IV × C	—	—	—	née 24-25.IV	8.V 0/2 abandon	16.IV 4/0 soins
V × C	—	—	—	—	née 19-20.III	11-12.IV 1/3 soins partiels (pas de lait) morte 29.IX
VI × C	—	—	—	—	née 19-20.III	12-13.V 2 (?) abandon
VII × E	—	—	—	née 26.V	pas de gestation	4-5.VI 2/1 perturba- tion, abandon

déroule. Ce fut le cas, entre autres, pour les ♀ II, III et VI en août 1968; nous n'avons jamais observé de copulations dans ces circonstances; les ♂ étaient excités, mais les ♀ ne prenaient pas l'attitude bien connue de la copulation. Ces observations confirment le caractère occasionnel d'une seconde portée, bien souligné par Mme MEYER-HOLZAPFEL (1968) [1].

Auparavant, TETLEY (1941) a fait observer judicieusement que l'existence de deux saisons principales de reproduction (printemps, automne), constatée en Ecosse, n'implique pas qu'une Chatte aura deux portées dans la même année. Ceci doit être valable aussi pour la forme continentale chez laquelle on connaît des portées de printemps et d'automne dans la nature, les dates limites constatées en Lorraine étant le 1er avril et le 10 octobre.

A trois exceptions près (♀ I en 1963 et 1965, ♀ VI en 1968), les petits ont été déposés dans un gîte obscur: boîte quadrangulaire en bois, d'environ 50 × 40 × 40 cm, pourvue d'une chatière.

Au cours des préparatifs, la ♀ se livre à un grattage vigoureux du plancher; elle expulse ainsi au dehors toute trace de litière, de débris alimentaires ou autres. C'est donc sur un sol nu et parfaitement propre que s'effectuera la parturition. Dans la pratique, ce nettoyage qui précède la mise bas de 24 à 48 h constitue une indication précieuse [2]. Le plus souvent, la parturition s'est effectuée dans la nuit, après 23 h, mais nous avons observé une mise bas entre 9 et 11 h (♀ II en juin 1965), deux entre 12 et 15 h (♀ IV en 1967 et 1968), une entre 17 et 19 h (♀ II en 1968), et une entre 19 et 21 h (♀ I en 1966).

La ♀ VII, primipare en 1968, a mis bas 2 jeunes le 4 juin, vers 23 h, puis un 3e, le 5, entre 12 et 13 h; il est possible qu'une perturbation, due à l'observateur, ait été responsable de cette anomalie. En 1968, la ♀ II, gravement perturbée par le ♂ pendant le travail, a donné le jour à 2 juv. entre 17 et 19 h, puis à 2 autres entre 21 et 23 h, après retrait du ♂ vers 20 h.

Cinq jeunes ont été dévorés avant d'avoir pu être examinés (2 en 1963 et 1 en 1965 par la ♀ I, 2 en 1968 par la ♀ VI); les 48 autres se répartissent entre 25 ♂ et 23 ♀. Il y a donc égalité numérique des sexes. 3 importantes portées unisexuées (5 ♂, 4 ♂, 4♀) ont été produites par 3 couples différents (I × A, IV × C, II × B); on peut également noter que le couple 1 × A a produit 9 ♂ et 1 ♀, tandis que la paire II × B nous donnait 3 ♂ et 8 ♀.

Parmi les 8 ♀ dont l'âge est connu avec précision, 5 (IV, V, VI, VIII, IX) ont mis bas d'avril à juillet de l'année suivant leur naissance, à l'âge de 11 à 13 mois 1/2; 2 (II, VII) n'ont eu leur première portée qu'à 22 et 24 mois; une autre enfin, issue

---

[1] We have found that one litter a year is usual, and two litters exceptional.

[2] Le griffage du substrat est décrit dans les préliminaires de la parturition chez le Chat domestique, mais la ♀ paraît rechercher un revêtement doux pour y déposer les jeunes. Les portées de *F. silvestris* observées par nous dans la nature se trouvaient sur un sol nu, ainsi que divers auteurs l'ont déjà rapporté.

de la ♀ II et du ♂ B, le 18.III.66, n'a présenté jusqu'ici (30 mois) aucun signe de gestation, malgré de fréquentes copulations.

Il est ainsi prouvé une nouvelle fois que la première portée prend fréquemment place quand la ♀ est âgée d'un an seulement. VOLF (1968) exprime la même opinion et HARRISON MATTHEWS (1941) écrit, à propos de la sous-espèce *grampia* Miller: « The female wild cat probably breeds first when she is rather less than twelve months old ». Cependant, M^me^ MEYER-HOLZAPFEL (1968) estime que si la maturité sexuelle est atteinte à 1 an, la première parturition aurait lieu plus habituellement à l'âge de 2 ans. Il est probable que des facteurs individuels ou même familiaux (lignée) déterminent une précocité plus ou moins grande; les conditions d'élevage pourraient également être en cause.

Aucune primipare sûre n'a élevé avec succès sa portée, bien que la parturition proprement dite et les premiers soins (élimination des annexes, léchage etc.) aient été menés à bien, sauf dans le cas de la ♀ VII qui ne s'est pas occupée des 2 premiers jeunes, trouvés mouillés avec enveloppes et placenta intacts, tandis qu'elle a correctement délivré le 3^e^, né 12 heures plus tard.

Il y a pourtant quelques présomptions de réussite en ce qui concerne la ♀ III qui semblait avoir moins d'un an lors de sa capture en février 1965 et qui a élevé son unique jeune en 1966. Plusieurs primipares ont développé certains comportements maternels, en particulier la ♀ IV en 1967 et la ♀ V en 1968. La première, après la perte rapide de ses propres jeunes (48 h), ravissait les petits de sa mère (♀ III), âgés d'un mois et demi, pour les transporter dans son gîte, les y retenir et les lécher, mais sans émettre aucune des vocalisations caractéristiques, au moins pendant les 3 premières semaines; dès la parturition, elle a également développé une très forte agressivité envers le ♂ C avec lequel elle cohabitait depuis 7 mois. La seconde s'est occupée de ses petits pendant les 4 jours qu'ils vécurent, ensuite elle a continué à fréquenter son gîte de parturition où sa mère (♀ III) allaitait sa propre portée; elle s'est livrée plus tard au kidnapping. La ♀ VIII est la seule primipare qui ait allaité pendant 15-20 jours; la perte de la portée, datée par le gonflement considérable des mamelles, n'est pas expliquée; il s'agissait, rappelons-le, d'une ♀ imprégnée et libre dont nous n'avons pu découvrir les jeunes, certainement hybrides vu les circonstances.

Les 5 jeunes dont les corps n'ont pas été retrouvés étaient tous nés vivants, mais nous n'avons aucune preuve qu'ils aient été tués par leur mère; ils ont pu, tout aussi bien, avoir été dévorés après leur mort. Parmi les petits trouvés morts dans le gîte ou à l'extérieur de celui-ci, plusieurs étaient blessés au crâne et quelquefois mutilés (queue, pattes).

V. DURÉE DE GESTATION

Cocks, chez la forme *grampia* a fixé la durée normale de gestation à environ 67 jours et demi, parfois 65 ou 66, sans indiquer les repères qu'il a utilisés. Selon SCHMIDT (1949), la gestation serait de 63 jours seulement; cette donnée est reprise par SUMINSKI (1962), avec les réserves signalées plus haut. M^me^ Meyer-Holzapfel et Volf notent la difficulté de déterminer avec précision la durée de gestation, car ils ont rarement observé des accouplements; l'unique observation à Berne correspond à 69 jours (1 seul accouplement noté), tandis que les évaluations faites à Prague donnent 63 à 67 jours.

Nous avons pu assister à de nombreuses copulations qui se distinguent très aisément des simulacres ou « pseudo-copulations » dans lesquels la ♀ est passive et qui peuvent prendre place pendant la gestation (2^e^ mois surtout) et la lactation. Dans les cas les mieux observés, nous indiquerons le premier et le dernier jour de l'œstrus qui, en présence du ♂, dure le plus souvent 5 à 6 jours, ainsi que les dates de la première et de la dernière copulation constatées (tableau p. 205). L'œstrus des primipares est moins caractérisé que celui des ♀ plus âgées et le seul cas bien observé fait apparaître quelques anomalies.

La durée de l'œstrus a été évaluée en tenant compte de l'attitude de la ♀ qui présente la vulve pour permettre l'intromission [1] et de ses vocalisations. Ces dernières comportent deux séquences émises successivement et toujours dans l'ordre 1-2, ou isolément; la première séquence est un grognement bref et discret, la seconde un miaulement plaintif, généralement de faible intensité, plus sonore chez certains individus et selon le degré d'excitation. Le plus souvent, les vocalisations précèdent puis accompagnent les copulations; toutefois, en 1967, la ♀ primipare n° IV s'est accouplée pendant les 3 premiers jours et n'a vocalisé que du 4^e^ au 9^e^, l'ensemble constituant un cycle inhabituellement long. En 1967, l'œstrus de la ♀ II, quoique typique, s'est étendu sur 8 jours avec des accouplements quotidiens; en 1968, il a duré 9 jours, avec des copulations à partir du 4^e^ jour [2].

En dépit d'une surveillance attentive, il est évident que l'observation des copulations demeure aléatoire et qu'un certain nombre d'entre elles échappent au contrôle. Nos résultats sont donc loin de présenter toute la rigueur souhaitable. Dans le cas de la ♀ I, la durée de la gestation semble avoir augmenté avec l'âge, ce

[1] Les pseudo-copulations signalées plus haut ne comportent jamais d'intromission. Fréquentes pendant le 2^e^ mois de gestation et la lactation, elles s'observent aussi chez les jeunes ♀ ne présentant pas encore d'œstrus typique. L'accouplement observé 44 jours avant la parturition par M^me^ MEYER-HOLZAPFEL (1968) nous paraît se rapporter à ce type de comportement.

[2] Les signes anatomiques et histologiques de l'œstrus ont été décrits par HARRISON MATTHEWS (1941) chez *F. s. grampia* Miller; l'auteur suppose que la durée de l'œstrus est comparable à celle du Chat domestique, soit 2 à 4 ou 3 à 5 jours selon les auteurs. ASDELL (1964) indique environ 4 jours en présence du ♂ et, en son absence, 9 à 10 (selon Gros) ou davantage (selon Liche).

	1 1er jour œstrus	2 première copulation	3 dernière copulation	4 dernier jour œstrus	5 parturition	1	2	3	4	moyenne 2-3
						nombre de jours jusqu'à la parturition				
♀ I										
1963 . . .	?	18-VI (20 h)		?	18/19-VIII	—	61 1/2			—
1964 . . .	?	23-II	26-II	26-II	28/29-IV	—	64 1/2	61 1/2	61 1/2	63
1965 . . .	26-IV	26-IV	1-V	1-V	2/3-VII	68	67 1/2	62 1/2	62 1/2	65
1966 . . .	18-III	18-III	19-III	23-III	26-V	69 1/2	69	68	64	68 1/2
♀ II										
1965 (1) . .	?	23/24-I		?	27/28-III	—	63			—
(2) . .	21-IV	22-IV		25-IV	30-VI	69 1/2	68 1/2		65 1/2	—
1966 . . .	6-I	6-I	10-I	11-I	17/18-III	70 1/2	70 1/2	66 1/2	65 1/2	68 1/2
1967 . . .	16-I	16-I	23-I	23-I	24/25-III	67 1/2	67 1/2	60 1/2	60 1/2	64
1968 . . .	5-I	8-I	?	13-I	17-III	71 1/2	68 1/2	—	63 1/2	—
♀ III										
1966 . . .	13-II	13-II	15-II	18-II	24/25-IV	70 1/2	70 1/2	68 1/2	65 1/2	69 1/2
1967 . . .	15-I	15-I		19-I	19/20-III	63 1/2	63 1/2		59 1/2	—
1968 . . .	15-I	15-I	16-I	?	23/24-III	68 1/2	68 1/2	67 1/2	—	68
♀ IV										
1967 . . .	27-II	27-II	1-III	7-III	8-V	70 1/2	70 1/2	68 1/2	62 1/2	69 1/2

qui n'est pas confirmé pour les autres spécimens. La moyenne générale de 13 gestations est de 66 jours, ce qui peut constituer une indication pour de futures observations, compte tenu des réserves exprimées.

VI. COMPORTEMENT DU MÂLE

11 parturitions ont eu lieu en présence du ♂ et son comportement sera discuté ailleurs avec quelque détail. Nous mentionnerons seulement ici que les odeurs et les vocalisations de la ♀, ainsi sans doute que les cris des nouveaux-nés, le stimulent et qu'il entre immédiatement en rut [1]. Il tente de s'accoupler avec la ♀ dès que cette dernière se hasarde hors de son gîte; il est alors accepté pour un simulacre (pseudo-copulation), dans lequel la ♀ est toujours passive (♀ II et III), ou au contraire repoussé au cours d'une altercation qui peut être violente et se terminer par une poursuite éperdue et bruyante (♀ I et IV), dans laquelle le ♂ a le dessous. En l'absence de la ♀, le ♂, visiblement intéressé, pénètre dans le gîte avec de grandes précautions pour visiter les petits; la ♀ n'intervient en général que si un juv. crie, mais certaines fois les jeunes crachent, ce qui surprend le ♂ et provoque une retraite rapide. Les petits n'ont jamais été mordus par le ♂ dans ces circonstances. Par contre, en 1964, le ♂ A s'est attaqué à plusieurs reprises à ses jeunes, âgés de 5 semaines, infligeant une blessure cutanée au cervix de l'un d'eux (♂ C); il s'agissait clairement de tentatives d'accouplement, accompagnées des cris, des mimiques et des postures caractéristiques, et survenant, dans quelques cas, après léchage prolongé des petits par le ♂.

L'existence d'une période définie d'activité sexuelle chez le ♂, déjà signalée par Cocks, a été mise en doute et Harrison Matthews (1941) pense que les vocalisations des ♂, pendant la période de reproduction, sont provoquées par la présence de ♀ en œstrus. Même en l'absence de ♀, nos ♂ ont présenté chaque année une forte activité sexuelle (vocalisations, urine etc.) des derniers jours de décembre (ou courant janvier) à la fin juin au moins; dans le cas particulier du ♀ C, les vocalisations ont été beaucoup plus fréquentes en 1966, alors qu'il était seul et loin de toute ♀, qu'en 1967 où il cohabitait avec les ♀ III et IV qu'il couvrit respectivement en janvier et en mars. Il en fut de même en 1968 en présence des ♀ III, IV, V, VI qui furent toutes fécondées. Cette longue période, au cours de laquelle des manifestations de rut apparaissent à intervalles plus ou moins rapprochés (presque quotidiennement chez certains individus), recouvre la mue de printemps et la conjonction des deux processus paraît très pénible, surtout pour certains spécimens; l'appétit décroît et l'amaigrissement peut être considérable

[1] Les manifestations de rut (appels, urine, griffage, pseudo-copulations) peuvent précéder la parturition de quelques jours, ce qui suggère le rôle déterminant des odeurs de la ♀ en fin de gestation.

(1,5 à 2 kg chez un adulte). Il est toutefois certain que la présence d'une ♀, principalement si elle est en œstrus ou parturiante, constitue une stimulation capable de déclencher des manifestations sexuelles chez un ♂ qui était calme les jours précédents (cas du ♂ A lorsqu'il fut réuni à la ♀ I). Avant la mise bas de la ♀ I, en 1963, le ♂ a manifesté des signes de rut les 7 et 8 août, ce qui correspond aux dates extrêmes observées par nous [1].

Les signes extérieurs d'activité sexuelle sont apparus chez nos ♂ entre 9 et 10 mois (cf. HARRISON MATTHEWS, loc. cit.), mais avec une fréquence et une intensité très variables d'un individu à l'autre [2].

RÉSUMÉ

Ce travail retrace l'historique de l'élevage en captivité du Chat sauvage (*Felis silvestris* Schreb.), de 1875 à 1968.

La plupart des portées sont mises bas en avril (16) et surtout en mai (23) sur un total de 60. Des cas de ♀ ayant eu 2 portées la même année sont signalés. Des portées de 5, 6 et même 8 juv. sont apparues. Il y a sensiblement égalité numérique des sexes (109/110). Les portées « unisexuées » sont beaucoup plus rares que celles comportant des jeunes des 2 sexes.

Des jeunes ont été dévorés en diverses circonstances, soit par la ♀, soit par le ♂. Le taux de mortalité est élevé parmi les jeunes; beaucoup de décès ont lieu entre 2 et 4 mois. L'origine des animaux conservés dans les jardins zoologiques est parfois douteuse et l'on ne peut se prononcer avec certitude sur la " pureté " des souches.

De 1963 à 1968, 17 portées issues de 7 ♀ et de 5 ♂ et totalisant 53 jeunes, nés vivants, ont été obtenues au Laboratoire de Zoologie approfondie de l'Université de Nancy; les résultats de ces élevages sont publiés ici. La ♀ peut mettre bas dès l'âge d'un an. En présence du ♂, l'œstrus de la ♀ dure le plus souvent de 5 à 6 jours (exceptionnellement 8 jours). Sur la base des première et dernière copulations observées, la durée de gestation moyenne est de 66 jours.

Dès la parturition et parfois même quelques jours auparavant, le ♂ entre en rut, ce qui suggère le rôle déterminant des odeurs de la ♀ en fin de gestation. Des pseudo-copulations se produisent. Le mâle ne prend aucune part active à l'élevage des jeunes. Chez les ♂, les signes extérieurs d'activité sexuelle apparaissent entre 9 et 10 mois, avec une fréquence et une intensité très variables d'un individu à l'autre. La période normale du rut de nos ♂ se situe entre fin décembre et fin juin au moins.

---

[1] La portée la plus tardive que nous connaissions en Lorraine fut découverte le 17 octobre 1967; les 4 petits avaient environ une semaine, ce qui place la fécondation début août.

[2] Des jeux comportant des attitudes copulatoires entre jeunes couples ou entre ♂ (établissement de la dominance) ont été observés dès 5-6 mois, mais ils ne comportent ni vocalisations, ni émission d'urine.

Zusammenfassung

Diese Arbeit schildert die Geschichte der Haltung und Zucht der Wildkatze (*Felis silvestris* Schreb.) in Gefangenschaft, seit 1875 bis 1968.

Die meisten Würfe finden im April und besonders im Mai statt. Fälle von Wildkatzen die 2 Mal im selben Jahr geworfen haben sind erwähnt. Aus 5, 6 und 8 Jungen, bestehende Würfe, wurden beobachtet. Beide Geschlechte sind gleichwertig vorhanden (109/110). Aus einem Geschlecht bestehende Würfe sind viel seltener als solche, in denen ♂ und ♀ vorhanden sind. Jungtiere wurden, unter verschiedenen Umständen, entweder vom ♀, oder vom ♂, aufgefressen. Die Mortalität liegt bei den Wildkatzen sehr hoch; viele Todesfälle treten beim Alter von 2 bis 4 Monate ein. Die Herkunft vieler, in Zoos gehaltenen Wildkatzen ist manchmal unbekannt, sodass die "Echtheit" der Zuchttiere nicht immer zweifellos bestätigt werden kann.

Im Laboratoire de Zoologie approfondie der Universität Nancy, Frankreich, wurden, von 1963 bis 1968, 17 Würfe, aus 53 lebendgeborenen Jungen bestehend, von 7 ♀ und 5 ♂ erhalten. Das Ergebnis deren Aufzucht wird hier veröffentlicht.

Das ♀ wird mit einem Jahr zuchtfähig. In Gegenwart des ♂ verlauft die Oestrusdauer beim ♀ meistens innert 5 bis 6 Tage (ausnahmsweise 8 Tage). Auf Grund der ersten und der letzten beobachteten Kopulation, variiert die Trächtigkeitsdauer zwischen 63 und 69 1/2 Tage, (Mittelwert 66 Tage).

Nach der Parturition — manchmals aber auch schon einige Tage früher — kommt der Kuder in Ranz, was auf einen bestimmten Einfluss des, gegen Ende des Trächtigkeit, von der Katze abgesonderten Duftes deutet. Pseudo-Kopulationen finden dann statt. Der Kuder nimmt an der Aufzucht der Jungen keinen aktiven Anteil. Die ersten aüsseren Zeichen sexueller Tätigkeit zeigen sich bei den Jungkudern im Alter von 9 bis 10 Monate, wobei die Frequenz und Intensität von einem Tier zum andern sehr verschieden ist. Die normale Ranzzeit unserer Kuder verläuft von Ende Dezember bis Ende Juni.

Summary

This publication brings a history of the breeding of the European Wildcat (*Felis silvestris* Schreb.) in captivity, since 1875 to 1968.

The highest number of litters are born in April and especially in May. Occurrences of females having bred twice in the same year have been registered. Litters of 5, 6 and even 8 young are reported. Sex ratio is only slightly unequal (109/110). Litters composed of only one sex are much less frequent than those composed of kittens of both sexes. Young kittens have been devoured under

diverse circumstances, either by the male or by the female. The mortality rate is high in young Wildcats, many deaths occur between the age of 2 and 4 months. The origin of zoo-specimens is sometimes unknown and some doubt must be expressed concerning the "purity" of the breeds.

From 1963 to 1968, 17 litters totalizing 53 young, born alive, have been obtained from 7 females and 5 males, at the Laboratoire de Zoologie approfondie of the University of Nancy, France. The results of these reproductions are published here.

The female becomes able to reproduce at the age of 1 year. In the presence of the male, the duration of the female's oestrus varies from 5 to 6 days (exceptionally 8 days). Based on the first and the last observed copulation, the duration of gestation lies between 63 and 69 1/2 days (average 66 days).

At the moment of the parturition, sometimes even a few days before it, the male enters into sexual excitation, which suggests that the female's odours play a determining role towards the end of the gestation. Pseudo-copulations do occur. The male does not take any active part in the rearing of the young. In the males, the external signs of sexual activity appear at the age of 9 to 10 months, with a highly variable intensity and frequency from one individual to another. The normal period of sexual activity of our males, ranges from the end of December to the end of June.

BIBLIOGRAPHIE

ASDELL, S. A. 1964. *Patterns of Mammalian Reproduction.* Constable & Co., London, 2e édit.: 670.

BEHM, A. 1909. *Aus « Skansens » Zoologischem Garten zu Stockholm.* Zool. Beobachter, Frankfurt/M., 50: 97-105.

BEMMEL, A. C. V. VAN. 1968. *Breeding Tigers (Panthera tigris) at Rotterdam Zoo.* Int. Zoo Yearbook, 8: 60-63.

BOETTGER, O. 1909. *Langlebigkeit von Tieren zoologischer Gärten.* Ibid., 50: 59-61.

BÜRGER, M. 1964. *Beobachtungen an Wildkatzen des Magdeburger Zoos.* Milu, Berlin, 1: 284-288.

COCKS, A. H. 1876. *Wild Cats: Period of Gestation.* The Zoologist, London, 1876: 5038-5039.

— 1881. *Wild Cat breeding in confinement.* Ibid., 1881: 307.

DATHE, H. 1968. *Breeding the Indian Leopard cat (Felis bengalensis) at East Berlin Zoo.* Int. Zoo Yearbook, 8: 42-44.

FLOWER, S. S. 1931. *Contribution to our knowledge on the duration of life in Vertebrates. 5. Mammals.* Proc. zool. Soc. London, 1931: 145-234.

GIJZEN, A. 1960. *Liste des Mammifères ayant figuré ou figurant dans les collections du Jardin zoologique d'Anvers.* Bull. Soc. roy. zool. Anvers. No 16, 18 pp.

GOFFART, -. 1890. *Zucht von Wildkatzen in der Gefangenschaft.* Zool. Garten, Frankfurt/M., 31 (7): 193-195.

GRABOWSKI, F. 1910. *Zucht von Wildkatzen in der Gefangenschaft.* Ibid., 51: 141-142.

HALTENORTH, Th. 1953. *Die Wildkatzen der Alten Welt.* Akadem. Verlagsgesellsch. Leipzig. 166 pp.

— 1957. *Die Wildkatze.* Ziemsen-Verlag. Leipzig. 100 pp.

HAMILTON, E. 1896. *The Wild Cat of Europe.* R. H. Porter, London, 99 pp.

HARRISON-MATTHEWS, L. 1941. *Reproduction in the Scottish Wild Cat (Felis silvestris grampia* Miller). Proc. zool. Soc. London, 111 B: 59-77, pl. 1-3.

JARVIS, C. 1963. International Zoo Yearbook, London, 4: 230.

— 1966. Int. Zoo Yearbook, 6: 396.

LEYHAUSEN, P. 1961. *Smaller cats in the zoo.* Int. Zoo Yearbook, London, 3: 11-21.

LINDEMANN, W. u. W. RIECK. 1953. *Beobachtungen bei der Aufzucht von Wildkatzen.* Z.f.Tierpsychologie, Berlin, 10 (1): 92-119.

— 1955. *Ueber die Jugendentwicklung beim Luchs (Lynx l.lynx* Kerr*) und bei der Wildkatze (Felis s. silvestris* Schreb.*).* Behaviour, 8: 1-45.

LONGLEY, W. H. 1911. *The maturation of the egg and ovulation in the domestic Cat.* Amer. J. Anat., 12: 139-172.

MARTIN, L. 1878. *Mittheilungen aus Nill's Thiergarten in Stuttgart.* Zool. Garten, Frankfurt/M., 19: 198-200.

MEYER-HOLZAPFEL, M. 1960. *Fauchen und kratzen.* Das Tier, Bern (No 3): 39.

— 1968. *Breeding the European wild cat Felis s. silvestris at Berne Zoo.* Int. Zoo Yearbook, 8: 31-38.

MILLAIS, J. G. 1904. *The Mammals of Great Britain and Ireland.* 3 vols. Longmans, Green & Co., London.

NIEMEYER, W. 1867. *Bemerkungen über die Wildkatze (Catus ferus).* Zool. Garten, Frankfurt/M., 8: 101-103.

NOVIKOV, G. A. 1956. *Fauna of USSR. No 62, Carnivorous Mammals.* Academy of Sciences of the USSR, Moscow. 293 pp. (Engl. transl. Jerusalem, 1962).

PITT, F. 1933. *The British Wild Cat.* Trans. Caradoc. F. Cl. Shrewsbury, 9: 125-134.

POCOCK, R. I. 1907. *On a hybrid Wild Cat.* Proc. zool. Soc. London, 1907: 749-750, 2 figs.

RÖSE, A. 1869. *Thiergärten und Thierleben auf Schloss Callenberg bei Coburg.* Zool. Garten, Frankfurt/M., 10: 199-209.

RUKOWSKI, N. N. 1955. *(Reproduction du Chat sauvage au Caucase.)* Bull. Soc. Naturalistes Moscou, 60, (4): 94-96.

SCHMIDT, F. 1941. *Beiträge zur Kenntnis der Wildkatze und ihrer Kreuzung mit der Hauskatze.* Der Deutsche Jäger, München, 1941: 308-310, 5 ill.

SUMINSKI, P. 1962. *Les caractères de la forme pure du chat sauvage « Felis silvestris »* Schreber. Arch. des Sc. Genève 15 (2): 277-296.

TETLEY, H. 1941. *On the Scottish Wild Cat.* Proc. zool. Soc. London, 111 B: 13-23.

TOMANÉK, A. 1938. *Wildkatzenaufzucht im Krakauer Zoo.* Lop, Cracov: 43.

ULMER, F. A., jr. 1968. *Breeding Fishing cats Felis viverrina at Philadelphia Zoo.* Int. Zoo Yearbook, 8: 49-55.

VOLF, J. 1968. *Breeding the European wild cat Felis s. silvestris at Prague Zoo.* Int. Zoo Yearbook, 8: 38-42.

WEINLAND, D. F. 1860. *Was wir haben.* Zool. Garten, Frankfurt/M., 1: 73-83.

XANTUS, J. VON. 1867. *Der Pester Thiergarten am 31. Dezember 1866.* Zool. Garten, Frankfurt/M., 8: 150-153.

ZUCKERMANN, S. 1953. *Breeding Seasons of Mammals in Captivity.* Proc. zool. Soc. London, 122: 827-950.

FIG. 3.

Mâle « A » (Tom), capturé adulte dans la région de Chaumont, Hte-Marne, France, en décembre 1962.

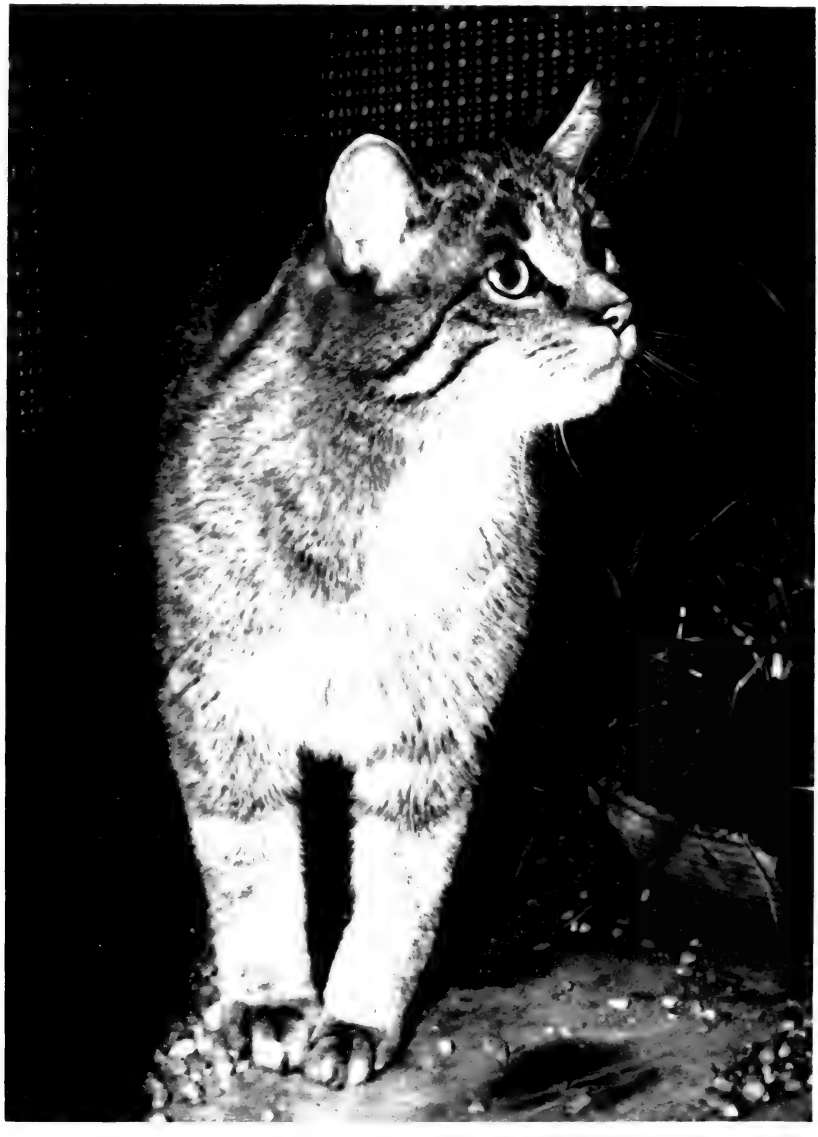


FIG. 4.

Femelle « I » (Minette), capturée adulte dans la région de Vézelay, Yonne, France, en novembre 1962.

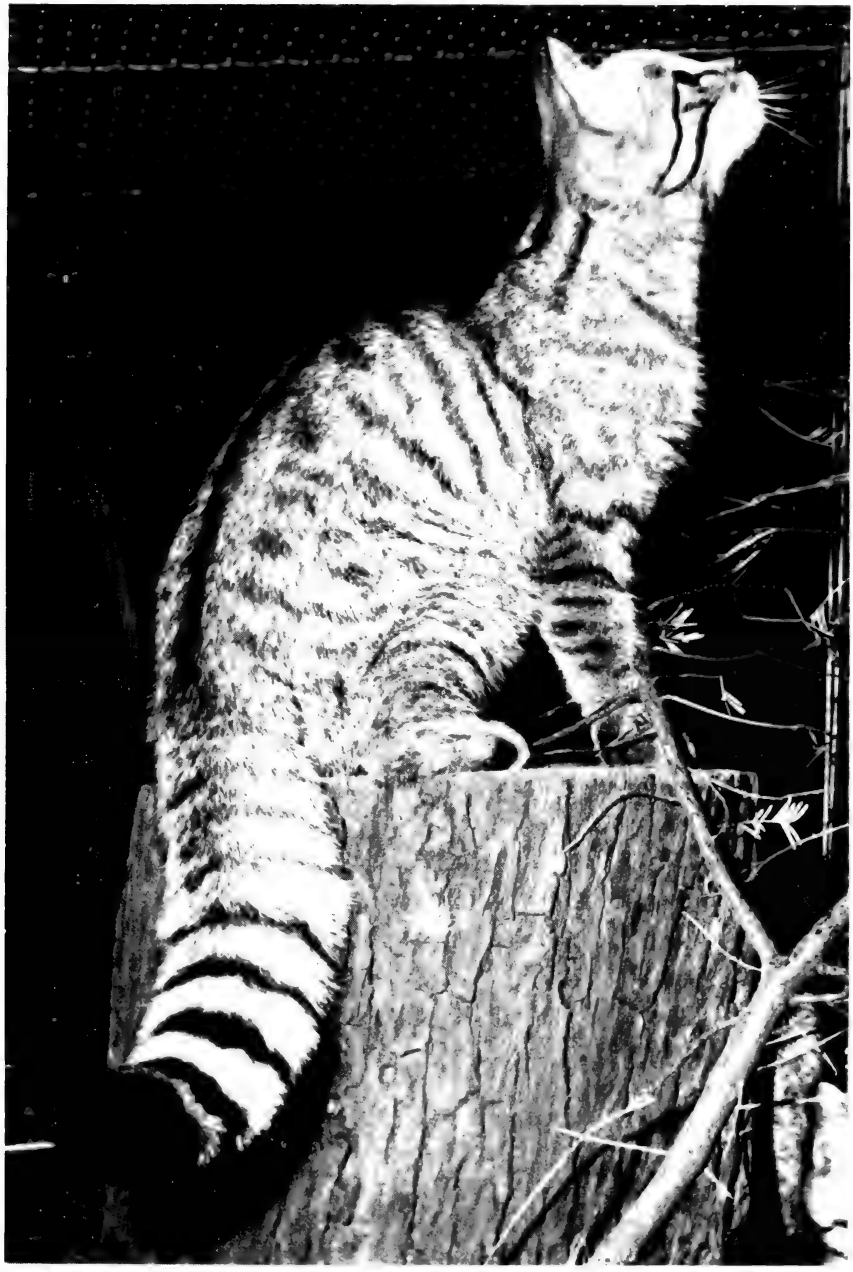


FIG. 5.

Mâle juv. (phase fauve clair), né le 28/29 avril 1964. Photographié le 11 septembre 1964. Les caractères typiques de l'espèce sont particulièrement bien visibles.

FIG. 6.

Femelle ad., née au Tierpark Dählhölzli, Berne, le 20-5-1963, allaitant 4 juv. (♀♀), nées le 30-6-1965. Photo prise le 1-10-1965.

FIG. 7.

Portée de 4 ♀♀, nées le 30-6-1965. Photo prise le 24-7-1965.
(Photos: P. Schauenberg).

Tome 76, nº 8 — mars 1969

Contribution à l'étude du Tapir pinchaque *Tapirus pinchaque* Roulin 1829 *

par

Paul SCHAUENBERG
Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Avec 17 figures

Résultat d'une fructueuse collaboration, ce travail synthétise nos connaissances actuelles sur le Tapir pinchaque.

J'ai l'agréable devoir de témoigner ici ma reconnaissance aux personnes qui m'ont obligé, par leur aide et leurs précieux conseils, au cours de mon voyage. J'exprime mes plus vifs remerciements à MM. E. Dottrens et V. Aellen (Muséum d'Histoire naturelle de Genève), qui ont rendu possible cette étude; J. Dorst et F. Petter (Muséum national d'Histoire naturelle de Paris); R. G. Van Gelder et F. Vuilleumier (American Museum of Natural History, New York); B. Grzimek (Zoologischer Garten, Frankfurt am Main); M. Stummer, J. Paez, J. Pauker, M. Olalla, L. Ponce, Quito.

Je ne saurais enfin passer sous silence la collaboration de nombreux petits hommes au visage de bronze, qui furent mes dévoués compagnons dans les hautes vallées inhospitalières des Andes équatoriennes.

Survivants d'une famille importante, dont les représentants ont peuplé presque toutes les masses continentales, les Tapirs récents, (genre *Tapirus* Brünnich 1771) sont largement distribués dans la majeure partie de la région néotropicale, entre 30º de latitude S., dans le Brésil oriental, et 20º N. dans le Mexique austral. Une espèce, le Tapir à chabraque (*T. indicus* Cuv.) habite le sud-est de l'Asie. Seul des quatre espèces du genre, le Tapir commun, *T. terrestris* L. est relativement bien connu; de sérieuses lacunes subsistent encore dans nos connaissances sur les

* Projet nº 380, World Wildlife Fund, Morges. Mountain Tapir Status Survey in Ecuador, 1968.

trois autres; quant au Tapir pinchaque, habitant les zones les moins accessibles des Andes, il est resté le plus énigmatique.

La distribution géographique actuelle de *T. pinchaque* permet d'admettre son arrivée sur le continent sud-américain à une époque où un climat tempéré régnait dans les régions basses, sous les latitudes équatoriales. L'aire occupée par cette espèce constitue une partie de l'ancienne masse continentale colombienne, sur laquelle les mammifères néarctiques ont établi leur premier habitat au sud du pont panaméen. HERSHKOVITZ (1954) admet l'arrivée de *T. pinchaque* antérieure à celle des deux autres Tapirs. Lors de l'élévation progressive de la température dans les plaines, le Tapir pinchaque se serait retiré dans les zones plus froides, alors que les deux autres espèces, arrivées plus tard, ont occupé les biotopes chauds de la région tropicale. HOFFSTETTER (1952) trouve d'ailleurs étrange l'absence de restes fossiles de Tapirs dans les gisements en Equateur, alors qu'ils sont à peu près constants dans les gisements pléistocènes du continent.

Connu dès les premières années de l'occupation espagnole, le Tapir pinchaque n'a toutefois jamais été mentionné avec précision par les chroniqueurs d'antan, qui ne le distinguaient pas du Tapir commun. Certains d'entre eux (OVIEDO et P. DE AGUEDA) attribuent au Tapir un poil épais, d'un brun tirant sur le noir (ROULIN, 1829). En Equateur, le Père Juan de VELASCO (1789) écrivait des Tapirs « — Ces animaux sont communs dans les climats chauds, dans les zones tempérées, et même dans les régions froides, où ils sont peut-être plus corpulents, plus robustes et plus agiles ». ROULIN (1829) rapporte qu'en Colombie les indiens des villages proches de Popayan, parlaient souvent d'un animal fabuleux, le « *Pinchaque* » (fantôme, spectre, loup-garou), qui hébergeait l'âme d'un de leurs chefs défunts. A la fois objet de crainte et de respect, cet animal hantait les hautes montagnes désertes. Persuadé que cette étrange créature ne pouvait être autre chose que le Tapir des Andes, ROULIN proposa le nom indien de *pinchaque* pour l'espèce nouvelle qu'il décrivit en 1829.

TAPIRUS PINCHAQUE ROULIN

Tapirus pinchaque Roulin, Ann. Sci. nat., Paris, ser 2 (Zool.) 18:46, 1829.

Syn. : T. roulinii Fischer, Synopsis Mammalium, Addenda: 604, 1830.
T. villosus Wagner, *in* Schreber, Die Saügthiere, 6: 392, 1835.
T. leucogenys Gray, Proc. Zool. Soc. London, 1872:488, 1872.

Noms communs et vernaculaires: *Fr. :* Tapir pinchaque, T. de Roulin, T. des Andes; *All. :* Wolltapir, Bergtapir; *Angl. :* Woolly tapir, Mountain tapir, Roulin's tapir; *Esp. :* Danta lanuda, Danta del paramo, Gran bestia; *Quetchua :* Sacha huagra.

TYPES: de *T. pinchaque* Roulin: Mâle adulte; crâne seul. Don du Dr. Roulin, 1828. Muséum de Paris, (Anatomie) nº A-2267.
de *T. leucogenys* Gray: Mâle adulte; peau montée et crâne. Achat en 1872; collecté par Clarence Buckley; British Museum (Natural History) London nº BM 72.1.24.3-4 (1577 b). Lectotype designé par LYDEKKER, Cat. Ungulate Mammals in the British Museum (Natural History). Vol. 5: 44, 1916.

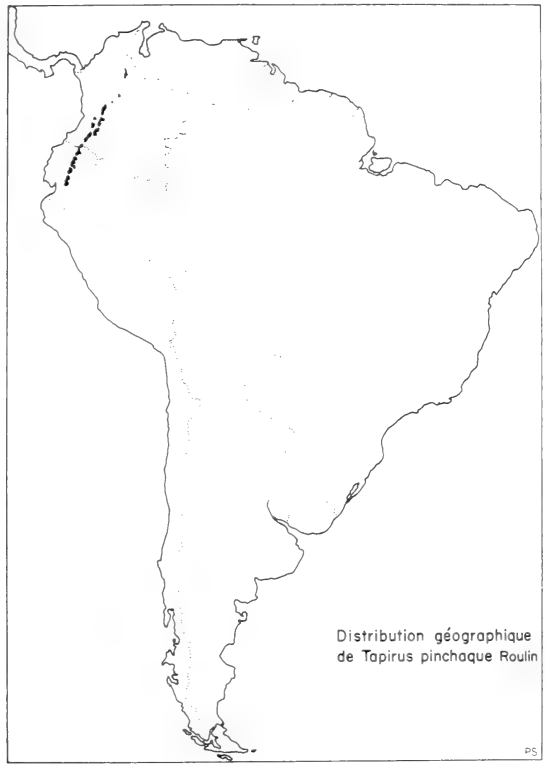


FIG. 1.
Carte de la répartition géographique de *T. pinchaque*.

LOCALITÉS TYPIQUES: de *T. pinchaque* Roulin: Paramo de Sumapaz, Cordillère centrale, Dept. de Cundinamarca, (3° 45' N/74° 25' O), Colombie.
de *T. leucogenys* Gray: Paramos del Azuay, Cordillère orientale, Prov. del Azuay, (env. 3° 20' S/ 79° 00' W), Equateur.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

Peu de mammifères néotropicaux possèdent une répartition géographique aussi restreinte que le Tapir pinchaque. Il ne fait pas de doute qu'aux temps préhistoriques, l'espèce n'ait été plus largement répandue dans les régions andines de l'actuelle Colombie et de l'Equateur. Devant l'occupation progressive de son aire par l'Homme, le Tapir a cédé le pas. Suite à cette retraite, l'espèce se trouve actuellement confinée dans quelques zones restreintes, parmi les moins accessibles des hautes cordillères colombiennes et dans les régions encore vierges des Andes équatoriennes.

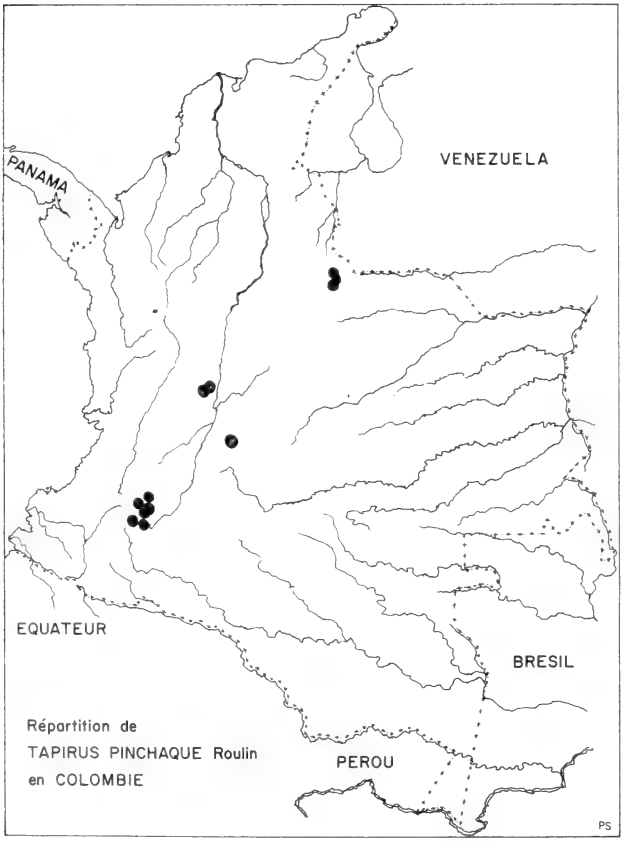


FIG. 2.

Répartition géographique de *T. pinchaque* en Colombie.

COLOMBIE

Tous les renseignements publiés se rapportent à des observations ou à des captures faites dans les régions élevées de la Cordillère orientale et de la Cordil-

lère centrale. La limite septentrionale de l'aire se situe alentour de 5° nord, dans les zones tempérées et froides entourant le Mont Tolima. L'espèce fait entièrement défaut dans la Cordillère occidentale; en revanche, le Tapir pinchaque existe — ou existait — dans le nord de la Cordillère orientale, par 7° de latitude, près de la frontière du Vénézuela. ALLEN (1942) écrit à ce propos que dans le Département de Santander, M. A. CARRIKER jr. l'informe que les Tapirs sont plutôt communs dans la partie australe de la région, à des altitudes de 8.000 à 10.000 pieds (2.440 à 3.050 m), où ils sont activement chassés par les indigènes. En raison de la destruction des forêts par l'agriculture, les Tapirs disparaîtront probablement, ou se raréfieront beaucoup à l'avenir. HERSHKOVITZ (1954) n'a pas trouvé de traces de l'espèce dans la Sierra de Périja, qui forme le prolongement septentrional de la Cordillère orientale, au Nord de Santander. Aucune dépouille n'est venue infirmer, ou confirmer les assertions de CARRIKER *in* ALLEN (1942). Si, en 1843, GOUDOT pouvait écrire que « l'espèce est commune, bien qu'inconnue jusqu'à ces derniers temps aux naturalistes », il n'en est plus de même aujourd'hui. Il est certain que ce Tapir s'est considérablement raréfié dans les aires qu'il occupait en Colombie; peut-être même a-t-il disparu totalement dans certaines régions où on le chassait encore il y a 20 ans. Dans la Cordillère centrale, je suppose que l'espèce survit dans les forêts bordant les paramos du Mont Tolima, Département de Caldas, sur les flancs du volcan de Puracé, Département du Cauca et dans les massifs montagneux peu connus du Département de Huila.

EQUATEUR

Le Tapir pinchaque n'existe que dans quelques régions restreintes et localisées dans la chaîne orientale des Andes. Aucun individu n'a jamais été pris ou observé dans la Cordillère occidentale, bien que les biotopes propices à la vie de l'espèce n'y fassent point défaut.

Nous allons suivre du nord au sud les zones habitées par le Tapir. Dans la province septentrionale de Carchi, il vit dans la région haute du Cerro Mirador (3.831 m). Un chasseur de El Playon de San Francisco m'a affirmé que l'animal est assez fréquent dans les maquis du versant oriental du Mirador. Dans la province d'Imbabura, les grandes haciendas agricoles s'étendant loin vers l'est, ont repoussé le Tapir, qui a totalement disparu dans la Cordillère d'Angochagua. Il subsiste toutefois sur le versant occidental de la Cordillère de Pimanpiro. Les indiens de San Francisco de Sigsipamba le chassent occasionnellement pour sa chair. Cette espèce abonde encore sur les pentes orientales entièrement vierges de cette chaîne, jusqu'aux premiers torrents, affluents du Rio Cofanes.

Le vaste massif du Cayambé (alt. 5.790 m) héberge encore le Tapir. Il abonde sur les hauts plateaux et sur les chaînes boisées qui s'étendent vers l'Est. On le trouve aussi dans la grande région vierge entourant le volcan Reventador (3.485 m)

et dans les vallées des affluents supérieurs du Rio Coca. Un individu a été abattu le 30. 12. 1930, à près de 2.000 m d'altitude (Lat. O^0 14' 00" S. et 77^0 44' 00" 0) (PAZ Y MIÑO, 1931). En direction sud, on trouve le Tapir dans les paramos boisés du Saraurcu (4.677 m), dans le secteur d'Oyacachi. Les chasseurs de ce hameau le chassent régulièrement. Quelques individus hantent encore les bois élevés autour du Cerro Puntas (4.452 m). En revanche, le Tapir a disparu dans toute la région du Filocorrales (4.400 m) et du Guamani (4.200 m), entièrement livrée à l'élevage bovin. L. PONCE, de Quito, m'a communiqué qu'en 1926, on chassait encore activement le Tapir pinchaque au-dessus du village de Pifo, à quelque 40 kilomètres de la capitale, d'où il a disparu depuis longtemps. Près de Papallacta (3.150 m) l'espèce a été exterminée par les chasseurs: toutefois elle est encore présente sur les pentes escarpées et d'accès malaisé dominant Baeza et Borja, dans la vallée du Rio Quijos. Absent dans le massif isolé du Sincholagua (4.898 m.), l'animal abonde dans l'énorme région élevée, dominée par l'Antisana (5.705 m). Très rare, sinon exterminé sur les versants occidentaux (paramos de Jaramillo), sur lesquels on pratique l'élevage bovin depuis des décennies, le Tapir survit dans les paramos et les inextricables forêts rabougries des versants orientaux et septentrionaux.

GRUBB *et al.* (1961) rapporte: « To the east and north of Antisana, the Andes fall away rapidly to the montane cloud forests, and here, among the dripping undergrowth, every branch is covered by saturated spongy mosses, the tapir and black bear live. » Les indiens considèrent les versants inexplorés de l'Antisana avec une extrême suspicion. L'accès en est pratiquement impossible en raison des gorges infranchissables qui coupent le terrain, des neiges permanentes à la forêt vierge. Dans la zone septentrionale de l'Antisana, des coulées de lave rendent accessibles les régions élevées, où les chasseurs indigènes de Papallacta organisent parfois des expéditions de chasse pour s'approvisionner en viande de Tapir et de Cerf.

Les montagnes de Cimarrones, au S. E. de l'Antisana hébergent encore des Tapirs, mais les indiens des hameaux de Cosangua et de Bermejo fréquentent ces parages élevés pour se procurer de la viande, qu'ils boucanent, pour la vendre dans la vallée. Il en est de même dans la Cordillère de Guacamayos et dans celle de Pagllurcu. Un projet de route Quito-Puerto Napo, en Amazonie, dont le tracé définitif n'est pas encore précisé, ainsi que la construction du futur oléoduc destiné à l'exportation du pétrole amazonien, viendront altérer irrémédiablement ces régions dans un avenir prochain.

Vers le sud, le Quilindaña (4.877 m), isolé loin de toute localité, constitue un important réservoir de Tapirs, dont une population habite les solitudes inviolées du Mont Predicator, où les « *chaparrales* » et les paramos boisés s'élèvent à près de 4.000 mètres. La majestueuse Cordillère de Chalupas pratiquement inaccessible, et restée vierge, qui s'étend d'ouest en est, est l'un des principaux habitats de l'espèce. Le vaste massif des Llanganatis, dont la topographie complexe

a dérouté plus d'un explorateur, est dominé par le Cerro Hermoso (4.639 m). Une nombreuse population de Tapirs jouit encore d'une bonne sécurité dans la partie orientale, inconnue. Une reconnaissance aérienne m'a révélé que la plupart des montagnes y sont boisées jusqu'à plus de 3.500 mètres d'altitude, constituant un biotope propice au Tapir.

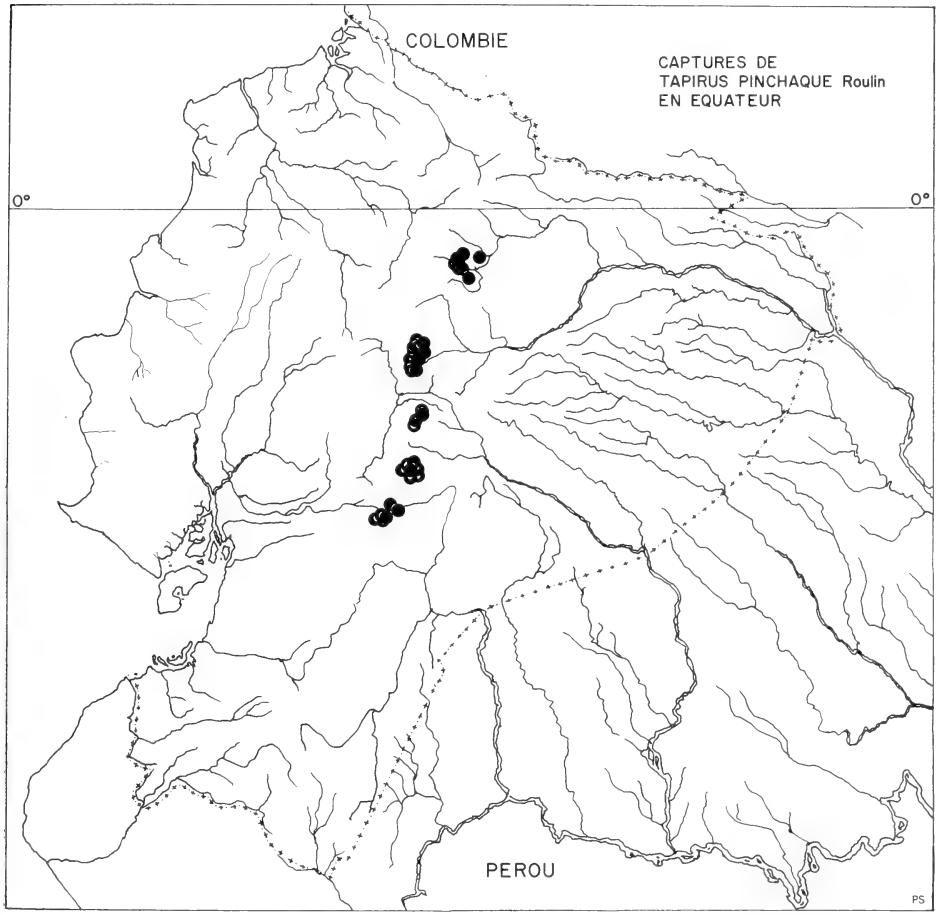


FIG. 3.
Captures de *T. pinchaque* en Equateur.

Limitant les Llanganatis au sud, la profonde vallée transversale du Rio Pastaza est densément peuplée. Des haciendas et une multitude de petites propriétés de colons s'accrochent jusque très haut aux flancs escarpés des montagnes.

Les habitants de Baños connaissent bien le Tapir; tous savent que cet animal fréquente les flancs du volcan Tungurahua, et plus particulièrement les paramos

dans la zone orientale, et les chaînes inexplorées des montagnes transversales s'étendant vers l'Est en direction de la plaine amazonienne. L'espèce existe dans les forêts rabougries, impénétrables du val d'Ulva et dans la partie supérieure du val de Huama, qui débouche dans le Rio Pastaza, à la hauteur de la chute de l'Agoyan. Lorsque j'ai gagné le cours supérieur du torrent de Huama, les conditions atmosphériques exécrables ne m'ont toutefois pas empêché d'atteindre la zone du « *chaparral* », où j'ai croisé plusieurs pistes de Tapirs. Mon altimètre indiquait 3.380 m, mais les traces des Tapirs montaient encore bien au-delà. Le sol noir, imbibé d'eau comme une éponge, rendait ma progression extrêmement difficile et les empreintes des Tapirs étaient remplies d'eau. En plusieurs endroits, les pistes formaient des « camellones », sortes d'escaliers résultant d'une fréquentation prolongée des mêmes sentiers par ces animaux, qui posent toujours leurs pieds au même endroit.

MARTINEZ, ancien propriétaire de l'Hacienda d'Ulva, écrivait en 1933: « en tête des habitants de cette région, il convient de citer le Tapir des Andes *(gran bestia)*, animal que je tenais pour semi-fabuleux avant mes explorations. J'entendais souvent dire qu'en tel ou tel lieu, les Tapirs abondaient, ce qui me faisait sourire. A présent, toutefois, je suis convaincu que ces animaux existent véritablement dans les forêts élevées des contreforts du Tungurahua. A en juger par les sentiers qui se croisent en tous sens, et par la quantité énorme d'excréments qu'on y trouve, leur nombre doit être considérable. En réalité, je n'ai jamais aperçu de Tapir vivant, mais les excréments en forme de cylindres, ne laissent aucun doute sur l'identité de l'animal.» Près des paramos de Minsa, au S.E. du volcan Tungurahua, à 4.085 m d'altitude, MARTINEZ a rencontré d'innombrables sentiers de tapir, parsemés d'excréments, serpentant parmi un chaos de rochers.

Le Tapir est fréquent à la limite supérieure de la forêt dans le paramo de Runtun, qui s'étend vers le Cerro Altar, en direction australe. Les ramifications orientales de la Cordillère Real, du Condorazo et de Huamboya, sont encore inexplorées et abritent sans doute nombre de Tapirs. Le massif du Sangay, est peu à peu colonisé par les éleveurs de bétail. Un certain nombre de vallées inaccessibles subsistent heureusement dans ce dédale. Tant LEWIS (1950) que MOORE (1950), s'accordent sur le grand nombre de Tapirs qui peuplent les environs du volcan Sangay. L'ornithologiste R. T. Moore, auteur de la première ascension de ce cône actif, en 1929, signale l'abondance du Tapir pinchaque dans le « *labyrinthe* », cette vallée profonde, escarpée et d'un accès très difficile, qui borde la base occidentale du volcan. La viande de Tapir constituait l'essentiel du menu de l'expédition Moore. En septembre 1946, G. E. Lewis, du Service géologique des Etats-Unis, entreprit une mission cartographique près du Sangay. Pendant plusieurs jours, ses péons ne mangeaient que du gibier « excessivement abondant dans toute la région ». Lewis, trouvant la chair du Tapir trop coriace, lui préférait celle des divers Cervidés.

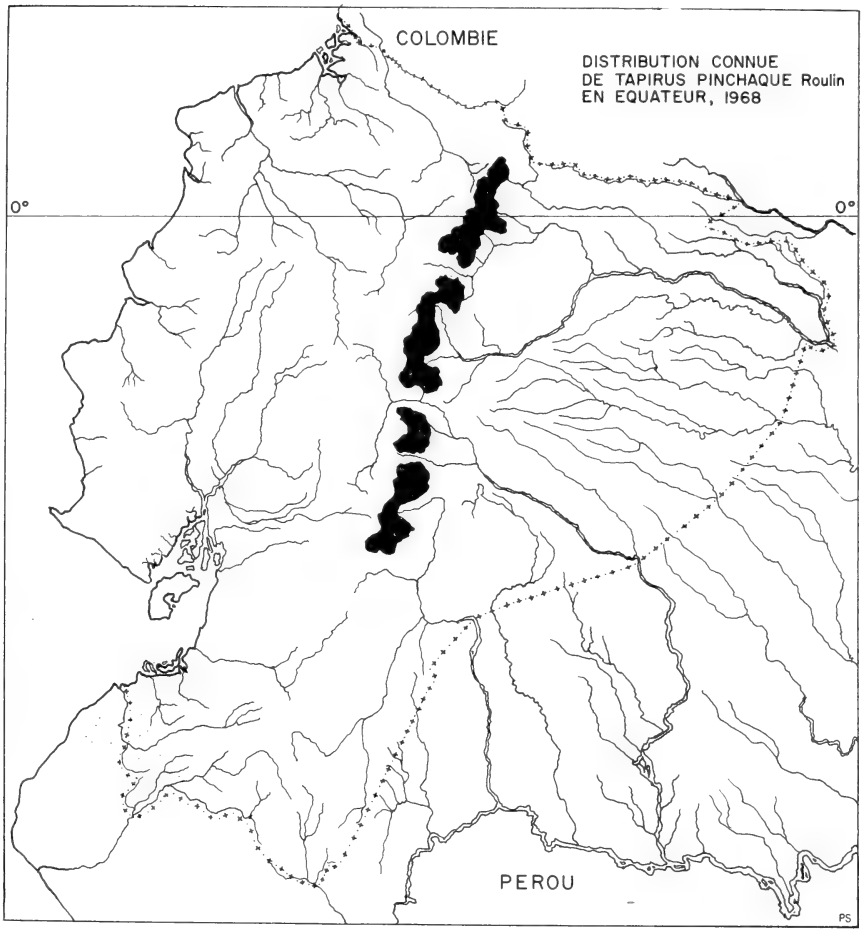


FIG. 4.
Distribution actuelle connue de *T. pinchaque*.

Lors de la première ascension du Sangay par la face orientale, en juin 1966, J. LARREA, de Quito, a rencontré des empreintes du Tapir jusque dans la neige à 4.700 mètres d'altitude. (Comm. personnelle.)

La faune primitive subsiste dans les forêts des montagnes et les vastes zones de paramos encerclant le Cerro Ayapungo (4.693 m), ainsi que dans le massif du Quinoaloma (3.820 m) et du Cunurumi (4.385 m), formant les points culminants du Nudo del Azuay, où Clarence Buckley avait récolté une dizaine de Tapirs, vers 1870. Depuis le début du siècle, aucun zoologiste n'a repassé dans ces parages isolés, dont la faune est encore inconnue.

En direction S.-S.E., par 3° de latitude sud, le Tapir habite les Cerros Piedra Blanca et les paramos de Matanga, que domine le Picacha (3.850 m); il peuple les

versants orientaux jusque dans les parties hautes des vallées de Indanza et de Nanindanza.

Là s'arrête probablement l'aire du Tapir pinchaque. Peut-être le trouve-t-on encore dans les régions peu accessibles, encore vierges, des Cordillères du Condorcillo, du Cerro Bestion et de Yacumbi. Ces zones inhabitées ne sont pas encore explorées. Aucun spécimen de Tapir n'y a été tué, et les chasseurs indiens de Gualaquiza ne parlent pas de cet animal.

Nous ne savons rien de la faune de l'énorme massif inexploré de Sabanilla, qui s'élève à 3.660 mètres, à l'extrême sud de l'Equateur, ni de ses ramifications de Quilanga vers le nord et du Gran Trapezio en direction orientale.

Pérou

Aucun spécimen authentifié n'est jamais venu confirmer la présence du Tapir pinchaque au Pérou. On ne saurait cependant exclure *a priori* son existence dans les hautes montagnes (Cordillères de Collan, de Palambe et de Huasipache) du N.O. du pays, restées encore totalement inconnues et n'ayant fait l'objet d'aucune exploration zoologique. En 1844, Tschudi tenait pour probable la présence de ce Tapir dans la région de la « ceja », c'est-à-dire à la limite supérieure de la végétation arborescente, entre 7.000 et 8.000 pieds (2.100 et 2.500 m), sur les versants orientaux de la Cordillère. Cet auteur écrit que les indiens de Comas et de Huancavelica, qui connaissent l'animal sous le nom de « vaca del monte », le chassent assidûment. Allen (1942) doute que l'aire de ce Tapir s'étende — ou se soit étendue — aussi loin vers le Sud. Hutchinson, *in* Crow (1967) tiendrait pour possible l'existence de *T. pinchaque* dans la région de Huancalanca. M^me^ M. Koepke, de Lima, aurait vu une peau qu'elle attribue à cette espèce, chez des indigènes de la région de Pucallpa, au pied oriental des Andes, dans la plaine amazonienne (Crow, 1967). Les assertions de Crow méritent cependant une interprétation prudente sous toutes réserves; cet auteur, en effet, s'exprime en ces termes (p. 129) — " The mountain tapir however, due to its great size (the males are almost as big as donkeys) and gentle disposition, has been hunted to the verge of extinction ". S'il devait en être ainsi, nous serions sans nul doute en possession de quelques crânes au moins, sinon de peaux ! En l'absence de preuves formelles, il n'est donc pas possible de certifier l'existence, passée ou présente, du Tapir pinchaque au Pérou.

Toponymes

Le seul toponyme en relation avec le Tapir pinchaque que j'ai pu trouver en Equateur est le « Paso de las Dantas », au fond du Valle del Venadio (alt. 3.530 m), dans le massif des Llanganatis (Andrade Marin, 1945).

LISTE DES OBSERVATIONS, CAPTURES ET SPÉCIMENS CONSERVÉS

COLOMBIE

1 individu tué, Paramo de Quindiu, alt. 2-3.000 m (ROULIN, 1829).

1 ♂ tué, Paramo de Sumapaz, Cordillère centrale, en 1828. Crâne conservé au Muséum de Paris, (Type) nº A 2267 (ROULIN, 1829).

1 ♀ juv. tuée à Las Juntas, au pied du Mont Tolima, sur les bords du Rio Combeima, à 1.918 m d'alt., Cordillère centrale, Dept. de Caldas (GOUDOT, 1842). Crâne conservé au Muséum de Paris.

1 individu observé au volcan Puracé, Cordillère centrale, alt. 3.500-4.000 m, Dept. du Cauca, par R. White, en 1869 (SCLATER, 1870).

2 squelettes provenant du Mt. Tolima, conservés au US. Nat. Museum, Washington, nº 11883 et 11884; don Gen. S. A. Hurlbut (HERSHKOVITZ, 1954).

1 individu abattu sur le Col de Quindiu, en 1915, alt. entre 2.000 et 3.000 m (HOPP, 1951).

1 individu tué dans l'hacienda « Agua Clara », à l'E. de Popayan, au N. du volcan Puracé, à 3.600 m au cours d'une battue avec 40 indiens (HOPP, 1951).

Un groupe de Tapirs observés sur la piste muletière dans le Paramo de « Las Papas », région des sources du Rio Magdalena (HOPP, 1951).

1 ♀ ad. tuée en 1951, au Rio Majuas, alt. 2.700 m, Dept. de Huila, Cordillère centrale, dans la vallée supérieure du Rio Magdalena (HERSHKOVITZ, 1954). Peau et squelette conservés au Field Mus. Nat. Hist. Chicago.

2 crânes provenant de Paletara, Dept. du Cauca, alt. 3.200 m, à 35 km au S.E. de Popayan, août 1952. Coll. G. Wallis. Conservés à l'American Mus. Nat. Hist. New York, nº149331 et 149332.

1 individu tué près du Rio Anambio, en 1954, sur la route de Popayan à Puracé, à 2.200 m d'alt (BOURLIERE, 1957).

EQUATEUR

1 ♂ ad. Paramo de l'Azuay (type de *T. leucogenys*), peau montée et crâne. Achat Cl. Buckley 1872. British Museum. Nº 72.1.24.3-4.

1 ♀ ad. Paramo del Azuay. Cl. Buckley. British Museum nº 72.1.24.5-6.

1 ♀ subad., peau montée et squelette; Suñac; Cl. Buckley; British Museum nº 72.1.24.1-2.

1 juv. Suñac; Cl. Buckley, British Museum nº 72.1.24.9-10.

1 juv. Suñac; Cl. Buckley, peau et squelette, 1872, British Museum, nº 72.1.24.11.

1 juv. Paramo del Azuay; Cl. Buckley, 1872; British Museum, nº 72.1.24.7-8 (LYDEKKER, 1916).

1 squelette complet, don du Président Garcia Moreno à l'Ambassadeur des USA, E. Rumsey Wing, en 1872. US. Nat. Mus. Washington, nº 12759 (HERSHKOVITZ, 1954).

1 squelette complet, monté, Papallacta, 1874, M. Sammann; Staatliches Museum f. Naturkunde, Stuttgart, nº 2044 (KLEINSCHMITT, *in litt.*).

1 ♂ juv. Papallacta, Nov. 1874, M. Sammann; St. Mus. f. Nat., Stuttgart, nº 1522.

1 ♀ ad. Peau montée et crâne, Papallacta, Nov. 1874, M. Sammann. St. Mus. f. Nat., Stuttgart, nº 1520.

1 ♂ Peau montée, Nov. 1874, Papallacta: M. Sammann, St. Mus. f. Nat., Stuttgart, nº 1521.

1 spécimen, 1913. Peau montée et crâne. Vallée, au S.E. du Mont Cayambé, 4.000 m alt. Don de M. Suzov, Chargé d'Affaires de France à Quito, Muséum de Paris, nº C.G.1913-222.

1 crâne de ♂ ad. Papallacta, 10. 4. 1925. M. Olalla y hijos. Amer. Mus. Nat. Hist. New York, nº 70521.

1 ♂, Papallacta: crâne et peau. « Panchito » (Zoo de Bronx), Amer. Mus. Nat. Hist., New York, nº 149370.

1 ♀, Borja; peau et crâne. « Panchita » (Zoo de Bronx), Amer. Mus. Nat. Hist., New York, nº 149424.

1 ♀, crâne seul, Zoo de Bronx, 23. 12. 1955 (spécimen provenant du versant E. de l'Antisana, expédié à New York le 3. 9. 1953). Amer. Mus. Nat. Hist., New York, nº 169931.

1 juv. provenant de « Quito », peau et crâne, 20. 5. 1959, Louis Ruhe, N. Y., Amer. Mus. Nat. Hist., New York, nº 182073.

2 spécimens, Cordillère des Llanganatis, sources du Rio Curaray, 1935-36. Acad. Sc. Philadelphie, USA (ALLEN, 1942).

1 ♀ juv. nouveau-née, Quito, 11. 8. 1968, crâne et peau montée. Muséum d'Hist. nat. Genève, nº 1144/24.

1 ♂ ad. Cordillère des Llanganatis, septembre 1968. Crâne et peau montée. Mus. Hist. nat. Genève, nº 1144/23.

1 crâne, sans indications, « Ecuador ». Field Mus. Nat. Hist. Chicago (HERSHKOVITZ, 1954).

1 spécimen monté et 1 squelette; 1 crâne, « Ecuador », sans précisions. Mus. Comp. Zool. Harvard, USA (HERSHKOVITZ, 1954).

Sans indications de provenance

1 crâne acheté à M. Ed. Gérard Jeune, Londres, février 1872. Muséum de Paris (Anatomie) nº 2263 (1872-65).

1 crâne sans indications. Muséum de Paris.

1 crâne de ♀ ad., sans indications. Yale Peabody Museum, USA, nº 11883 (SIMPSON, 1945).

DESCRIPTION

Taille

L'on admet généralement que les Tapirs sont de taille sensiblement égale. Il semble toutefois que *T. indicus* soit plus grand que les espèces américaines, dont *Tapirus pinchaque* serait le plus petit.

A l'intérieur de chaque espèce, l'on enregistre d'importantes variations individuelles, qui ne présentent d'ailleurs aucune relation entre l'âge et la taille des individus. La lactation et l'alimentation dans le jeune âge paraissent être des facteurs déterminants sur la rapidité de croissance et sur la taille définitive de l'adulte.

Les poids publiés, ne jettent pas de lumière supplémentaire à ce propos.

T. indicus : 1 ♂ ad. mort le 7. 4. 1930, au Zoo de Leipzig pesait 227,5 kg. (Schneider, 1936). Sanborn & Watkins, (1950) estimèrent à 700-800 lbs. (317,5-363 kg.) le poids de 2 ♂♂ tués en Thaïlande, en 1949.

T. terrestris : 1 ♀ adulte pesait 400 lbs. (181 kg.) et 1 ♂ ad. 200-225 lbs. (91-112 kg.) Griffith Park Zoo, Los Angeles, U.S.A. (Young, 1962). Le poids d'un spécimen ad. (type de *T. terrestris spegazzini* Amegh.) était estimé à 250 kg. (Hershkovitz, 1954).

T. bairdii : Selon Small *in* Leopold, (1959) l'adulte atteint environ 600 lbs. (272 kg.).

T. pinchaque : 1 ♀ ad. tuée en 1951, au Rio Majuas, Colombie pesait 573 lbs. (259,8 kg.) (Hershkovitz, 1954). 1 ♂ adulte, abattu en septembre 1968, à Quito, pour le Muséum d'Histoire naturelle de Genève, pesait 243 kg.

Dimorphisme sexuel

Hormis les organes génitaux, il n'existe aucun caractère externe permettant de distinguer les sexes chez *T. pinchaque*.

Les différences de taille sont purement individuelles, comme c'est le cas chez les autres espèces du genre.

Coloration

Chez l'adulte, le dos, les flancs, la poitrine, le cou et les membres sont d'un brun extrêmement foncé ou noir pur. Le ventre, les aisselles des membres, la région anale et les zones latérales de la tête sont plus claires, parfois brun-grisâtre ou partiellement gris-souris. Certains individus ont les joues grises, parfois cendrées, ce qui incita le zoologiste Gray à créer l'espèce *T. leucogenys* pour un spécimen particulièrement clair.

TABLEAU RÉCAPITULATIF DES MENSURATIONS CONNUES DE *T. pinchaque*

Spécimen	Sexe	Longueur totale	Longueur tête + corps	Longueur queue	Hauteur épaule	Hauteur hanche	Poids (en kg.)	Longueur oreille	Longueur pied postérieur	Circonférence abdomen
Adulte; type de l'espèce. Paramo de Sumapaz, Colombie, 1828 (ROULIN, 1829)	♂	env. 180 cm	—	—	env. 90 cm	—	« 240-250 livres » (éviscéré)	—	—	—
Adulte; Rio Majuas, 1951 Colombie (HERSHKOVITZ, 1954)	♀	205 cm	200 cm	5 cm	env. 87 cm	env. 91 cm	259,8	17 cm	env. 31 cm	—
« Panchita », Zoo de New-York, mensurations prises le 21.XI. 1951 (âge 3½-4 ans) (CRANDALL *in* HERSHKOVITZ, 1954)	♀	188 cm	183 cm	5 cm	80 cm	85,1 cm	—	—	—	129,5 cm
« Panchita » (âge 2½ ans) (CRANDALL, 1964)		—	—	—	—	—	101,1	—	—	—
« Panchito » (Quito), âge environ 6 mois (NAUNDORFF, 1953)	♂	—	—	—	50 cm	—	—	—	—	—
« Panchito », Zoo de New-York (âge 9 mois environ) (CRANDALL, 1964)		—	80 cm	—	65 cm	—	32,65	—	—	—

Nouveau-né, Quito. 11.VIII.1968. Muséum de Genève, nº 1144/24	♀	62,5 cm	60 cm	2,5 cm	32 cm	—	6,2	6 cm	14 cm	—
Spécimen nº 182073 AMNH Provenance Louis Ruhe, New York	?	130,4 cm	125 cm	5,4 cm	—	—	30,4	—	27,1 cm	—
Subadulte, Zoo de Los Angeles. Provenance Sangay, Equateur. Amazonian Animals, Ltd. Quito (arrivé mars 1967)	♂	—	—	—	—	—	125	—	—	—
Subadulte, même provenance que ci-dessus. Mai 1967 (GALE & SEDGWICK 1968)	♀	—	—	—	—	—	86	—	—	—
Spécimens examinés vivants à Quito, en août 1968:										
Nº 1. « Pancho »	♂	181 cm	173 cm	8 cm	—	95 cm	—	13 cm	34 cm	143 cm
2. « Camilo »	♂	195	188	7	—	94	—	14	33	132
3. « Chavica »	♀	205	197	8	—	95	—	12	34	145
4. « Hechicera »	♀	198	190	8	88 cm	95	—	12	35	129
5. ——	♀	158	152	6	—	93	—	15	29	111
6. —— (½-⅔ ad.)	♂	154	148	6	—	92	—	15	28	109
7. Adulte. Muséum de Genève, nº 1144/23	♂	188	179	9	106 cm	—	243	—	34	130

Variations de couleur

Paez et plusieurs indiens m'ont affirmé connaître l'existence de tapirs blancs dans différentes régions de la Cordillère orientale, en particulier au-dessus de Papallacta, sur le versant nord de l'Antisana, à l'ouest de l'Altar, dans la province du Chimborazo. Rien n'est plus incertain que les histoires des indiens équatoriens.

Il ne serait toutefois pas impossible de trouver un spécimen partiellement blanc, compte tenu du patrimoine génétique commun à toutes les espèces du genre *Tapirus*. Les jeunes de tous les Tapirs sont partiellement blancs et il n'est pas improbable que, dans certains cas aberrants, l'on retrouve une permanence d'un caractère juvénile chez un adulte. Un Tapir de Baird, partiellement albinos est né au Zoo de Tuxtla Gutierrez, Mexique, le 24. 8. 1964. (Alvarez del toro, 1966); et le Tapir à chabraque adulte offre un exemple de concentration localisée de la coloration blanche, répartie sur tout le corps dans le pelage juvénile.

Coloration des oreilles (Fig. 5 A-B)

Chez toutes les espèces du genre *Tapirus*, les oreilles sont généralement frangées d'un liseré de poils blancs, ou grisâtres; certains individus possèdent des oreilles entièrement noires.

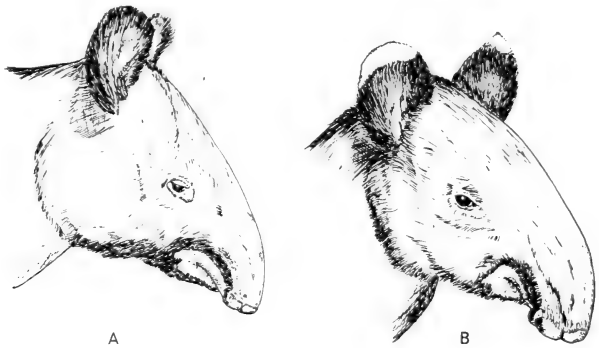


Fig. 5.
Têtes de *T. pinchaque*.
A) Phase à oreilles noires, B) Individu à oreilles liserées de blanc.

Cette constatation s'applique également au Tapir pinchaque. La majorité des spécimens présentent cette zone apicale blanche sur l'oreille, dont l'extension va de la simple tache peu définie à une frange blanc-pur bordant le pavillon sur 10-15 cm. Quelques Tapirs portent un liseré de poils gris ou brun très clair, d'autres enfin possèdent les oreilles entièrement noires. Il n'existe aucune relation d'âge ou de sexe dans ces différences de coloration. Parfois une importante touffe de longs poils gris, ou blancs tapisse le fond de l'oreille.

Coloration de la bouche

Tous les individus décrits dans la littérature ou observés par l'auteur présentent une zone blanche sur le pourtour de la bouche, dont l'extension varie individuellement. Certains Tapirs portent une très large zone de poils blancs autour des lèvres jusqu'à la base de la trompe; d'autres au contraire n'ont qu'une zone réduite aux commissures de la bouche ou restreinte à la lèvre inférieure et aux parties latérales du menton.

Couleur des yeux

La coloration des yeux varie d'un individu à l'autre. Certains possèdent un iris bleuâtre (Gale & Sedgwick, 1968), noisette-bleuté (Allen, 1942) ou brun pâle (Crandall, 1951).

Des neuf Tapirs vivants, examinés personnellement, tous avaient les yeux brun noisette ou châtain. L'intensité de la pigmentation semble varier en fonction de l'âge. Chez les individus les plus jeunes (tous portant le pelage adulte), l'œil, moins pigmenté, paraissait légèrement laiteux. Cette teinte apparaît nettement sur les photographies prises au flash. Chez les individus âgés, les yeux sont brun noisette, assez foncés, comme ceux de *T. terrestris* et de *T. indicus*.

Epaisseur de la peau

En dépeçant un spécimen adulte de *T. pinchaque*, j'ai été impressionné par la minceur de la peau. Hershkovitz (1954) l'avait déjà remarqué. Dans la région cervicale, elle ne présente pas d'épaississement, comme c'est le cas chez le Tapir à chabraque, où elle atteint près de 25 mm sur la tête et le cou (Sanborn & Watkins, 1950). Krieg (1948) s'est fréquemment étonné de la minceur de l'épiderme chez *T. terrestris*. Selon lui, il semblerait que la peau du Tapir possède une facilité de cicatrisation exceptionnelle, à en juger certains individus littéralement tatoués de plaies superficielles cicatrisées, résultant des déplacements à travers les fourrés épineux de la forêt.

Il en est de même chez le Tapir pinchaque, mais les cicatrices sont masquées par l'épaisseur de la toison.

Zones dénudées sur la croupe (Fig. 10, B)

Le Tapir pinchaque possède sur la croupe deux zones symétriques partiellement, ou entièrement dénudées de poils, situées de part et d'autre de la ligne sagittale, normalement velue, à la hauteur de la fosse iliaque. Ces zones, dont l'extension varie d'une dizaine de cm. à près de 60 cm. présentent une alopécie plus ou moins absolue.

Les auteurs anciens attribuaient cette particularité à l'habitude du Tapir de s'asseoir et de s'accroupir d'un côté et de l'autre, ainsi qu'à sa manière de se frotter contre les roches, le sol pierreux et les troncs d'arbres, ou de se glisser sur des pentes abruptes.

Cependant, CRANDALL a pu établir que les deux premiers individus qui ont vécu au Zoo de New York présentaient cette alopécie, bien que, capturés très jeunes (pelage juvénile), ils n'aient par conséquent jamais été exposés à des conditions correspondantes à celles de leur biotope naturel. (HERSHKOVITZ, 1954).

La presque totalité des Tapirs adultes présentent cette alopécie localisée. Un ♂ adulte, observé à Quito, en était toutefois privé. Ce serait également le cas pour l'individu adulte, type de *T. lencogenys*, décrit par GRAY. Un ♂ subadulte, à Quito, ainsi que le ♂ pesant 127 kg., reçu au Zoo de Los Angeles, U.S.A., en mai 1967, ne portaient pas de zones dénudées.

Les jeunes Tapirs portent un pelage régulier et il semblerait que la chute des poils commencerait sur la croupe lorsque l'animal atteint les 2/3 de sa taille d'adulte. Il ne saurait être question d'une abrasion mécanique, car de longs poils épars garnissent les zones nues chez la majorité des individus examinés. Il n'existe aucune relation entre cette particularité et un dimorphisme sexuel; en effet, 6♂♂ sur 10, et 7 ♀♀ sur 9 présentaient les deux zones dénudées. Existerait-il une certaine relation entre cette alopécie et la maturité sexuelle? S'agit-il d'une alopécie physiologique, ou morbide?

PIEDS

Chez la plupart des Tapirs, une étroite zone glabre borde les ongles. Large de 1 à 3 cm., cette région est blanche, rosée ou grise. Elle fait défaut chez quelques individus.

PELAGE

Une toison laineuse recouvre tout le corps. La densité du pelage varie peu, sauf sur le dos et la partie inférieure des membres, où elle est forte, et dans les régions inguinale et anale, où elle est la plus faible. Les poils atteignent une longueur maxima sur la poitrine, le ventre et les flancs. Sur le dos et les membres, ils sont un peu plus courts. J'ai noté d'importantes variations, tant dans la coloration que dans la longueur des poils, d'un individu à l'autre. Les Tapirs capturés entre 3.500 et 4.000 m d'altitude, dans la région du Sangay et les paramos de l'Altar, sont noirs et portent une toison plus longue que les individus provenant de régions plus basses, qui sont plus bruns. Les plus longs poils prélevés dans la même région dorsale, sur 9 individus (7 vivants, à Quito, 2 peaux au Muséum de New York), mesurent respectivement 34/35/38/38/39/39/41/42/ et 42 mm.

REPRODUCTION

La reproduction des Tapirs est conditionnée par la durée de gestation et par l'allaitement prolongé. La ♀ met bas tous les deux ans. C'est l'opinion de SANBORN ET WATKINS (1950) en ce qui concerne *T. indicus*. Les dates publiées par ALVAREZ DEL TORO (1966) pour les naissances de *T. bairdi* confirment cette opinion.

ŒSTRUS

Chez le Tapir de Baird, l'œstrus dure 4-5 jours, au cours desquels se produisent plusieurs copulations. La ♀ devient agressive et parcourt son enclos avec nervosité en émettant continuellement son cri particulier (ALVAREZ DEL TORO, 1966). Nous ne disposons d'aucun renseignement relatif à la durée de l'œstrus chez les autres espèces.

EPOQUE DE MISE BAS

Les quatre espèces mettent bas à n'importe quelle époque de l'année. Chez *T. terrestris*, des naissances sont signalées presque tous les mois (BAKER, 1919). Selon LEOPOLD (1959), on observe des empreintes de jeunes *T. bairdi* en toute saison, dans les forêts d'Amérique centrale. Chez la même espèce, ALVAREZ DEL TORO (1966) a enregistré les dates de naissances suivantes au Zoo de Tuxtla Gutierrez, Mexique: mars 1960, mai 1962 et août 1964.

L'unique naissance de *T. pinchaque* connue à ce jour, s'est produite le 11 août 1968, vers 3 heures, chez M. Stummer, à Quito, Equateur. La mère, « Chavica », capturée gravide dans le massif des Lllanganatis, en avril 1968, est restée dans l'établissement où elle a mis bas, en raison de blessures et de son état sanitaire déficient. Une ♀ gestante, expédiée en Allemagne par M. Stummer, a mis bas à Francfort en février 1968. Je n'ai toutefois pu apprendre s'il s'est agi d'un avortement, ou d'une mise bas à terme.

Selon les témoignages que j'ai recueillis auprès des chasseurs indigènes, des femelles suitées ont été vues en toutes saisons. Au cours de la vaste campagne de capture, organisée par les marchands en 1967 et 1968, seuls quelques Tapirs en pelage juvénile ont été pris en chasse; aucun cependant n'est parvenu vivant à Quito.

DURÉE DE GESTATION

La durée de gestation, relativement constante chez trois des quatre espèces, se situe autour de 13 mois, environ 400 jours chez *T. terrestris* (BROWN, 1936); BAKER, 1919, donne 392 à 405 jours (8 observations). ALVAREZ DEL TORO, 1966,

compte entre 390 et 400 jours chez *T. bairdii*; Chez *T. indicus* la gestation dure 392 jours (SCHNEIDER, 1936), ou 13 mois (BROWN, 1936). Nous ignorons encore tout de la gestation chez *T. pinchaque*.

NOMBRE DE JEUNES

Les Tapirs mettent bas un seul petit. Pour *T. pinchaque* nous disposons des renseignements suivants:

1 ♀ adulte, tuée au Rio Majuas, Colombie, en 1951, contenait un fœtus de 10 livres (4,5 kg.) (HERSHKOVITZ, 1954). 1 ♀ expédiée de Quito le 30 janvier 1968, est morte à Francfort, après avoir mis bas 1 petit. (M. STUMMER, comm. verb.). Une ♀ captive à Quito, a mis bas 1 jeune de sexe ♀, le 11 août 1968. Les indiens des hautes vallées d'Equateur m'ont affirmé n'avoir jamais observé de ♀ suitée de plus d'un jeune.

POIDS A LA NAISSANCE

Les quelques renseignements publiés ne permettent pas encore de déterminer le poids moyen des Tapirs nouveau-nés; celui-ci varierait entre 4,080 et 7,700 kg. Une ♀ de *T. indicus*, née le 12-10-1929, au Zoo de Leipzig, pesait environ 6,700 kg. (SCHNEIDER, 1936); un ♂ de *T. terrestris*, né le 4-3-1961, au Griffith Park Zoo, Los Angeles, USA, pesait 9 lbs., soit 4,080 kg (YOUNG, 1962). POURNELLE (1965) situe le poids du nouveau-né du Tapir terrestre à 17 lbs (7,7 kg.). Le Tapir pinchaque, né le 11-8-1968 à Quito, pesait 6,2 kg.

DÉVELOPPEMENT DU JEUNE

Les trop rares indications dont nous disposons ne permettent pas encore de tracer le développement du jeune Tapir pinchaque de façon précise. Les relations entre l'âge (poids) et le changement de pelage chez le jeune *T. pinchaque* ne peuvent pas être situées, en raison de l'absence de documents. Nous possédons les données suivantes pour les individus portant le pelage juvénile.

Nouveau-né	poids 6,2 kg.
Mâle « Panchito » (environ 9 mois)	32,65 kg.
1 spécimen AMNH, New York	30,40 kg.

NAUNDORFF (1955) qui a suivi le développement du jeune ♂ « Panchito », à Quito, signale qu'entre l'âge de 6 mois environ et celui de 9 mois, la coloration brun-roux des taches s'est considérablement assombrie.

Une ♀ jeune, en pelage adulte, reçue au Zoo de Los Angeles, USA, en mai 1967, pesait 86 kg. et un jeune ♂ reçu en mars 1967, également en pelage d'adulte, pesait 125 kg. Chez ces deux individus des poils à zone apicale blanche

parsèment le pelage dorsal et jusque sur le tiers supérieur des flancs. (GALE & SEDGWICK, 1968). Je suppose qu'il s'agit en l'occurrence des derniers restes de la robe juvénile.

HERSHKOVITZ (1954) écrit que la robe tachetée persiste plus d'une année et que des vestiges du dessin juvénile peuvent subsister chez les subadultes, en particulier sur les membres.

Une ♀ subadulte tuée en Colombie, dont le crâne est conservé au Muséum de Paris, portait encore à la partie postérieure du corps les restes de sa livrée juvénile, où l'on distinguait plusieurs bandes et taches oblongues d'un blanc sale; le pelage, très fourni sur le corps, était d'un brun, tirant sur le noir; les quatre jambes offraient des poils blancs clairsemés, surtout entre les cuisses, sous le ventre et autour de la vulve. (GOUDOT, 1843). KRUMBIEGEL (1936) écrit que la coloration juvénile était encore très apparente sous le ventre d'un *T. indicus* âgé de 153 jours.

En raison des importantes variations individuelles, il n'est pas possible d'établir une relation valable entre le poids et l'âge d'un jeune Tapir. A titre d'exemple je signale le cas d'un jeune *T. terrestris* âgé d'un an seulement, pesant plus de 225 livres (102 kg.) et qui dépassait la taille de son propre père. (YOUNG, 1962).

ALLAITEMENT

Chez *T. terrestris* et *T. bairdii*, la mère, pouvue d'une paire de mamelles inguinales, allaite son jeune pendant près d'une année. ALVAREZ DEL TORO (1966) précise que la ♀ allaite indifféremment debout, assise ou couchée.

MATURITÉ SEXUELLE

Nous manquons encore de précisions à ce sujet; toutefois *T. indicus* atteindrait la maturité sexuelle vers 3 ans (SCHNEIDER, 1936).

LONGÉVITÉ

Les seules données que nous possédons sur la longévité de *T. pinchaque* en captivité se rapportent aux trois individus ayant vécu au Zoo de Bronx, à New York.

1 ♀ « Panchita »	du 26-11-1950 au 8-10-1952	(1 an, 10 mois, 12 jours)
1 ♂ « Panchito »	du 12-6-1952 à novembre 1952	(environ 5 mois)
1 ♀	du 3-9-1953 au 20-12-1955	(2 ans, 3 mois, 17 jours)

(CRANDALL, 1964)

Nous ne savons encore rien de la longévité naturelle de l'espèce.

Les autres Tapirs atteignent un âge avancé en captivité: *T. indicus*: 11 ans, 2 mois, 16 jours (FLOWER, 1931); 23 ans, 5 mois, 9 jours (CRANDALL, 1964); 29 ans, 4 mois (FONTAINE *in* CRANDALL, 1964). *T. terrestris*: 24 ans, 3 mois, 14 jours (FLOWER, 1931); 27 ans, 3 mois, 15 jours (REED *in* CRANDALL, 1964); 30 ans, 5 mois, 3 jours (FLOWER, 1931).

ETHOLOGIE

SENS

Le tapir est doué d'un odorat très fin. Il voit assez mal, mais son ouïe est d'une forte acuité. Attentif au moindre bruit, l'animal meut constamment ses oreilles à grand pavillon.

VOIX

Chez *T. pinchaque* les différents individus maintiennent un contact acoustique entre eux. Le plus fréquemment ils émettent à intervalles variables une sorte de sifflement « iiii... », aigu et prolongé, qui s'assourdit en s'infléchissant d'une octave environ. La sonorité de ce cri est telle, qu'il cause une sensation douloureuse à l'oreille de l'observateur, si celui-ci se tient près de l'animal. Aucun des indiens questionnés n'a entendu ces cris dans les Andes. En revanche, KRIEG (1948) écrit avoir fréquemment perçu les cris du Tapir terrestre dans les forêts au Paraguay et en Bolivie. NAUNDORFF (1953) signale un violent soufflement de colère chez le jeune Tapir pinchaque et une sorte de grognement lorsque l'animal est inquiet.

COMPORTEMENT — ATTITUDES

MOBILITÉ

En dépit de son apparence lourde et de son corps trapu, de ses membres massifs le Tapir pinchaque fait preuve d'une agilité insoupçonnée. Il se meut avec grande aisance sur terre et dans l'eau; il traverse avec une égale facilité les terrains découverts, que les pierriers et les fourrés végétaux les plus impénétrables à l'homme. Il nage rapidement et court sur le fond des torrents. Doté d'une puissante musculature, il gravit les pentes les plus raides au galop et se glisse au bas de ravins abrupts avec dextérité.

Plusieurs fois j'ai été le témoin de tentatives d'escalade de la part de Tapirs pinchaque captifs. Au Zoo de Francfort, le jeune mâle essayait, mais sans succès, de grimper contre le grillage de sa cage intérieure. A Quito, un ♂ en rut se dressait verticalement contre les parois de son enclos et sautait pour tenter de les franchir. Les indiens ont relevé les traces du passage de Tapirs dans les endroits les

plus escarpés des Cordillères, où l'homme doit s'aider de ses mains pour progresser. Les doigts, très mobiles de l'animal et ses ongles puissants, lui permettent de franchir la plupart des obstacles naturels de son habitat.

Agressivité

Le Tapir pinchaque est d'un naturel calme, toutefois, certaines circonstances peuvent l'inciter à charger l'homme. Il mord dangereusement.

L'un des ♂♂ captifs à Quito m'observait, immobile, lorsque je m'en approchai pour le photographier. Soudain, il coucha les oreilles en arrière et fonça au galop droit sur moi. Je l'évitai de peu par un saut de côté, mais il se retourna sur lui-même et je ne dus mon salut qu'à la proximité d'une porte ouverte. Le fait reste exceptionnel et c'est la seule fois qu'un Tapir m'a molesté. Un autre individu possédait un tempérament agressif, mais, le connaissant j'évitai de m'en approcher.

Goudot (1843) cite le cas d'un Tapir pinchaque poursuivi par des chiens qui fit une volte-face et chargea, renversant le chasseur d'un coup de tête.

La ♀ accompagnée de son petit devient agressive. Leopold (1959) écrit que la ♀ de *T. bairdii* défend son petit avec acharnement et peut devenir dangereuse même pour l'homme. Goudot (1843) rapporte qu'une ♀ de *T. pinchaque*, suitée, renversa un indigène dans les bois.

Combats

Les ♂♂, parfois belliqueux, peuvent se battre furieusement et s'infligent alors de profondes morsures. Plusieurs individus observés portaient des cicatrices; certains avaient une ou les deux oreilles lacérées, ou partiellement sectionnées par les morsures d'un adversaire. Le ♂ en rut mord la ♀, ainsi que j'ai pu le constater à Quito, où deux ♀♀ avaient une oreille lacérée. A plusieurs reprises, j'ai été témoin d'altercations entre des ♂♂; les antagonistes se mordaient mutuellement aux membres postérieurs en criant et soufflant.

Projection d'urine, Marquage olfactif

Chez les 7 individus captifs à Quito, je n'ai pas observé la projection d'urine telle qu'elle a été décrite par Schneider (1936) chez *T. indicus* et *T. terrestris*, mais à plusieurs reprises j'ai vu un ♂ en rut flairer longuement une zone déterminée de la paroi de l'enclos.

Les deux sexes sont en effet capables de projeter l'urine finement pulvérisée en arrière, à une distance considérable: 1 mètre chez la ♀ et 4-5 mètres chez le ♂. Animaux au sens olfactif extrêmement fin, il ne fait aucun doute que ce comportement puisse être interprété comme un système de marquage territorial olfactif.

Au Zoo de Francfort, j'ai vu le jeune ♂ flairer longuement une encoignure de sa cage, à un demi-mètre du sol, pour lever ensuite la trompe, longuement étendue, en retroussant sa lèvre supérieure jusqu'à découvrir entièrement ses dents. Ce comportement du « Flehmen », propre à un grand nombre d'Ongulés

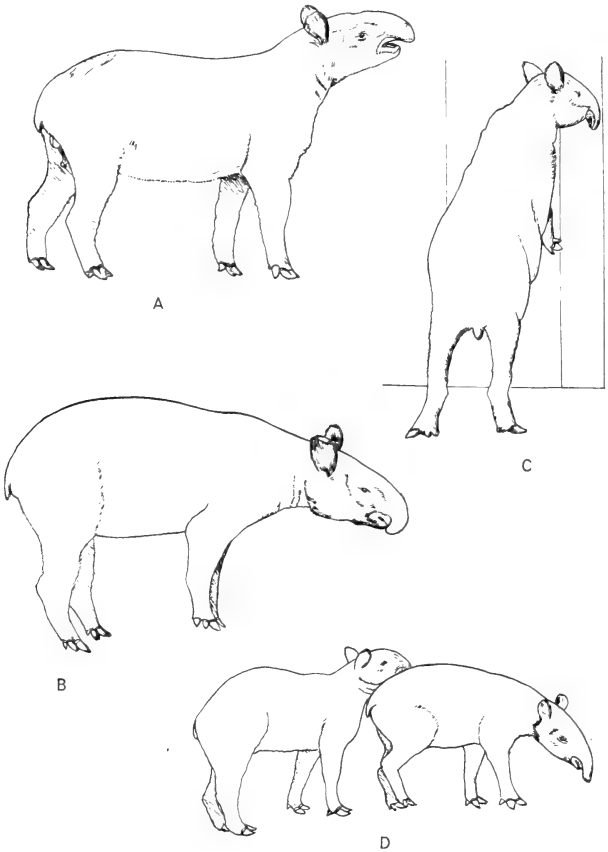


FIG. 6.
Attitudes: A) ♂ en rut, flairant une marque olfactive; B) Somnolant; C) ♂ en rut, dressé contre une paroi; D) ♂ et ♀ en rut.

et de Carnivores, permet de supposer que les Tapirs marquent leur territoire avant d'atteindre leur maturité sexuelle, les pensionnaires de Francfort n'ayant encore atteint que les deux tiers de leur taille adulte.

LOCOMOTION (Fig. 7 A-B-C)

Lors de sa progression, l'animal hume le sol et l'air avec sa trompe, toujours en mouvement. Tantôt rétracté, tantôt étiré, l'appendice se balance de droite à gauche. Dans son enclos, le Tapir hume constamment les parois et aucun objet

nouveau n'échappe à la détection olfactive. Lorsque le Tapir marche calmement, il tient ses oreilles dirigées en avant (Fig. 7A); au trot, il les tourne alternativement, ou simultanément d'avant en arrière, comme le fait le Cheval (Fig. 7B); en revanche lorsqu'il galope il couche ses oreilles en arrière (Fig. 3C).

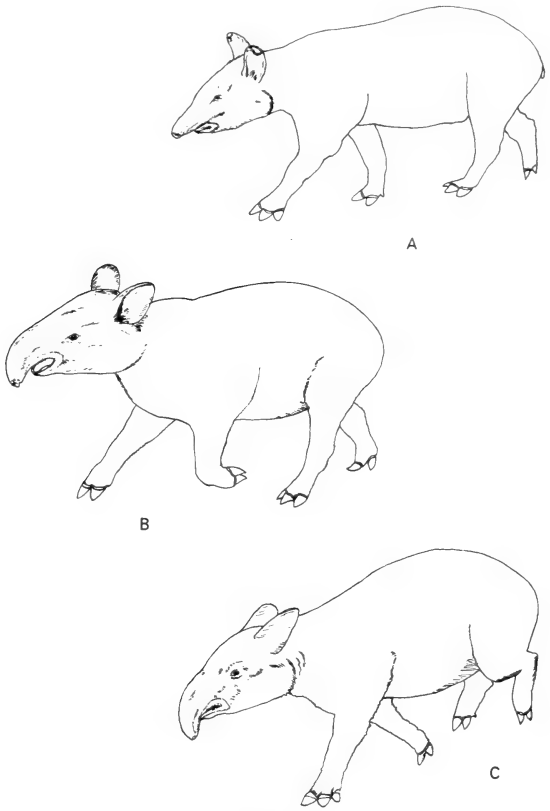


FIG. 7.
Attitudes de locomotion: A) marche; B) Trot; C) galop.

ACTION DE SE COUCHER (Fig. 9 A,B et 10 A,C)

Le Tapir affaisse d'abord son arrière-train, et s'asseoit sur l'une des cuisses, en infléchissant plus l'une des pattes que l'autre. Il se couche ensuite en allongeant ses membres antérieurs en avant (Fig. 9A; Fig. 10C). Souvent l'animal replie un ou les deux avant-bras sous la poitrine (Fig. 9B et 10A).

S'ASSEOIR

La position intermédiaire assise est fréquemment adoptée pour un court laps de temps. Comme il le fait lorsqu'il se couche, le Tapir s'assied sur son séant,

en maintenant ses membres antérieurs en extension. Je n'ai pas vu le Tapir rester longtemps dans cette position: il se couche, ou se relève après quelques minutes.

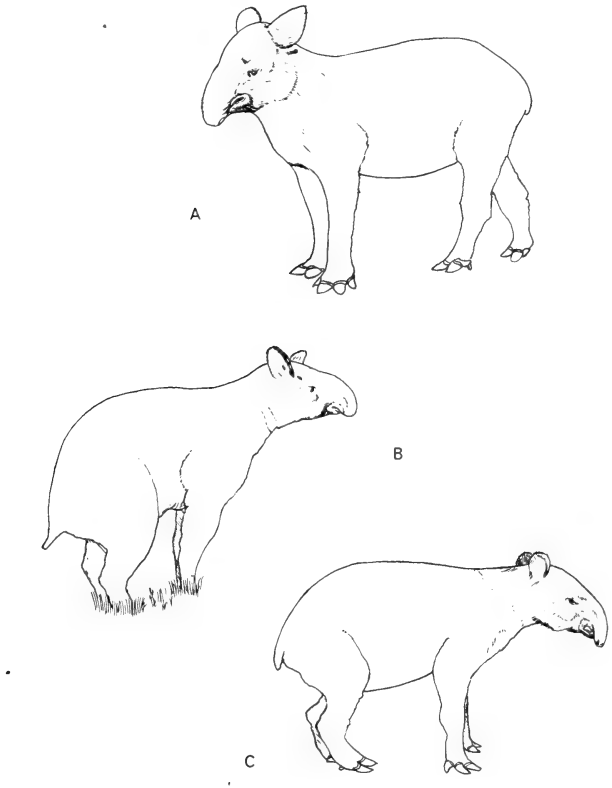


FIG. 8.
A) Mâle prêt à charger; B) Position de défécation; C) Position de miction.

SE LEVER

Pour se lever, l'animal se dresse d'abord sur son avant-train, puis élève l'arrière en étendant successivement les membres postérieurs. Effrayé dans son sommeil, le Tapir est capable de se lever avec une vélocité insoupçonnée. Il se dresse alors littéralement « d'une pièce » sur ses quatre pattes.

DORMIR (Fig. 9, C-D)

Le Tapir somnole parfois dans les positions (Fig. 9 A et B), mais pour dormir, il s'affaisse encore plus et même se détend complètement (Fig. 9 C). Dans son sommeil profond nocturne (plus rarement diurne) l'animal adopte la position Fig. 9, D, étendu latéralement avec les quatre membres étirés et la tête reposant sur une joue. J'ai observé une fois un Tapir prenant un court bain de soleil dans cette position de détente totale.

SE SECOUER

L'animal se secoue le pelage violemment, d'un rapide mouvement latéral, comme le fait le Chien ou le Cheval. Il se comporte ainsi au sortir du bain, ou dans les minutes qui suivent son réveil.

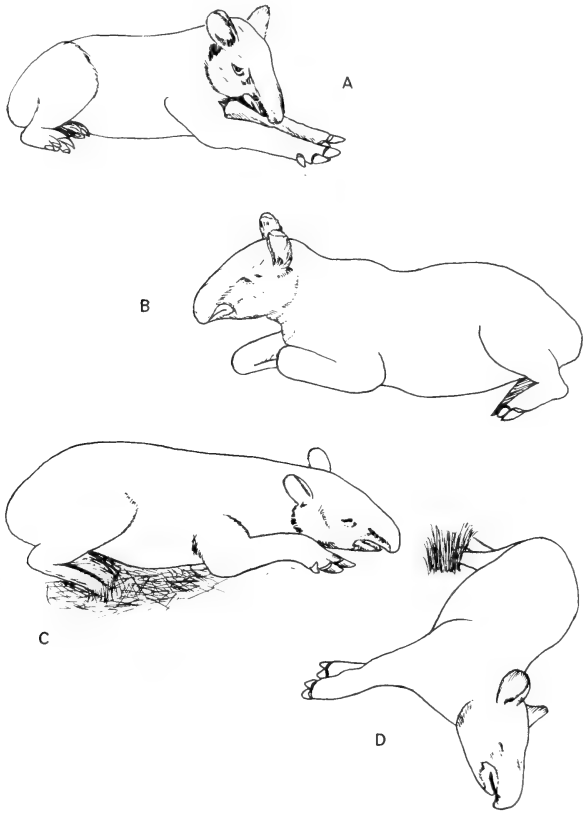


FIG. 9.
Attitudes de repos et de sommeil.

SE GRATTER

Le Tapir frotte fréquemment ses flancs contre une paroi, un rocher ou un arbre, en un mouvement vertical peu rapide, à la manière du Porc domestique. Je n'ai jamais observé le Tapir se frotter ainsi les parties chauves de la croupe.

BOIRE (Fig. 11, A-B)

Avant de boire, l'animal flaire longuement le liquide (Fig. 11, A), en tenant la trompe étendue; il rétracte ensuite l'appendice nasal (Fig. 11, B) et immerge sa bouche dans l'eau; il boit silencieusement et à longs traits, comme le Cheval.

MANGER

Le Tapir pinchaque captif mange vite. Dans certains cas il se montre goulu et dévore à la façon du Porc, ne s'interrompant guère pour reprendre haleine. En groupe, les animaux sont le plus souvent paisibles, mais il arrive que les individus dominants repoussent les subordonnés vers une extrémité de l'auge, en les poussant de la tête. Le Tapir saisit les rameaux ligneux avec la trompe préhensile, douée d'une extrême mobilité; la langue n'intervient pas dans la prise des aliments. L'animal broie les végétaux de quelques coups de dents, et les avale ensuite sans les mastiquer. Le foin sec est saisi à grosses bouchées.

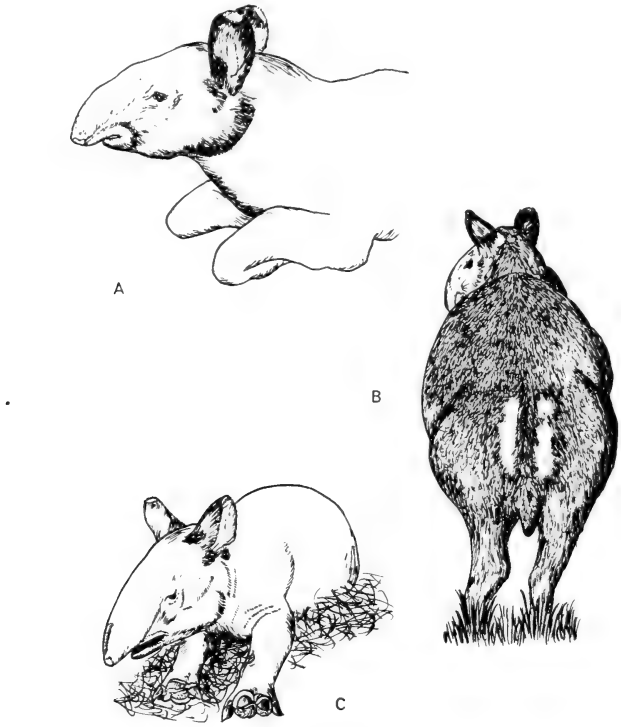


FIG. 10.

A) Position de repos avec membres antérieurs repliés;
B) Vue dorsale d'un individu adulte, montrant les deux zones dénudées sur la croupe;
C) Position de repos avec membres antérieurs étendus.
♂ juv. Zoo de Francfort.

LA DÉFÉCATION (Fig. 8, B)

Lorsqu'il s'apprête à déféquer, le Tapir se montre inquiet, flaire longuement les divers endroits de son enclos et gagne le lieu unique réservé à cette fonction. Après s'être retourné sur place plusieurs fois, il gratte le sol (même lorsque celui-ci est bétonné) en effectuant un mouvement alternatif de ses pieds postérieurs. Ce

« pédalement » dure quelques secondes. Fléchissant ensuite ses membres postérieurs, le Tapir défèque en levant son moignon caudal. Sitôt après, il gratte à nouveau le sol, en un simulacre de recouvrement des excréments. Ce comportement inné n'est toutefois pas « fonctionnel », car l'animal gratte « à vide ».

La miction (Fig. 8, C)

Alors qu'en captivité le Tapir défèque régulièrement en un endroit précis, il urine n'importe où, même sur sa litière et ses aliments. Les 2 sexes adoptent la même position: membres postérieurs légèrement fléchis et dos arqué. Chez le ♂, la miction est fréquemment suivie d'une érection partielle, ou totale du pénis.

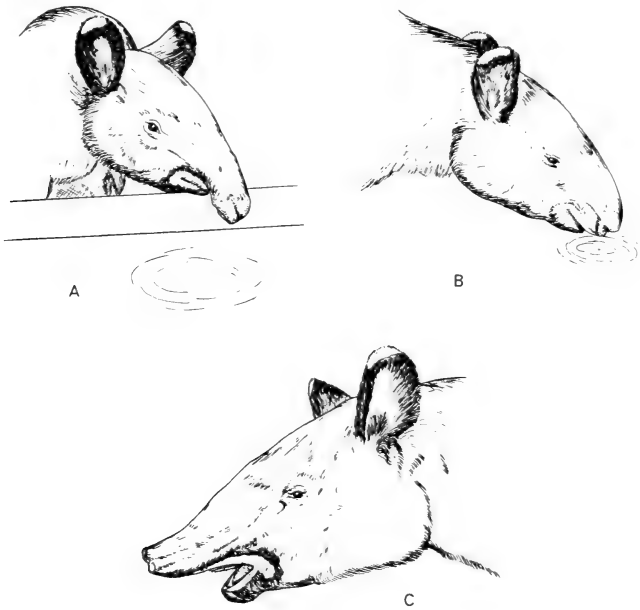


Fig. 11.
A) Avant de boire, le Tapir flaire l'eau, trompe étendue;
B) L'animal s'apprête à boire, trompe rétractée;
C) Mâle humant l'air, trompe levée (« Flehmen »).

La somnolence (Fig. 6, B)

Le Tapir adopte parfois une attitude de somnolence analogue à celle du Cheval. Debout, l'animal immobile tient sa trompe repliée et les yeux mi-clos.

La charge (Fig. 8, A).

Le Tapir se tient immobile, ou s'arrête brusquement pour faire face à son adversaire. Il lève la tête et couche ses oreilles en arrière pour foncer soudain sur l'intrus, d'un galop très rapide. Il cherche à le mordre, ou à le bousculer de la tête.

Le bain

Le Tapir se baigne fréquemment en captivité. Pendant les heures chaudes du jour, les individus que j'étudiais à Quito, restaient, des heures durant, à demi-immergés dans un bassin exigu. Les individus jeunes affectionnent le bain, ainsi que l'a constaté M^me^ Naundorff (1953) chez le jeune ♂ « Panchito ».

Le rut (Fig. 6, A, C, D)

Un ♂ en rut, observé à Quito, se montre inquiet; il arpente son enclos au petit trot, en émettant son cri aigu à intervalles brefs; de temps à autre, il s'arrête brusquement pour humer l'air avec la trompe levée (« *Flehmen* ») (Fig. 11, C). Il flaire différentes « marques », (Fig. 6, A), se dresse souvent contre les parois, (Fig. 6,C). Je l'ai vu s'approcher d'une ♀ qu'il contourne plusieurs fois en la flairant sur tout le corps (Fig. 6, D). Il est violemment repoussé lorsqu'il tente de lui mordiller la croupe. Au cours de ce comportement, le ♂ tient le pénis à demi dégaîné. Aucune copulation n'a succédé à ces préliminaires, la ♀ n'étant manifestement pas en œstrus.

ÉCOLOGIE

Biotope

Le biotope du Tapir pinchaque s'inscrit dans une zone écologique très particulière, localisée et régie par un climat froid et humide. Deux formations végétales le composent: la forêt de montagne, saturée d'humidité dans l'étage inférieur et le maquis dominé par les curieux « *paramos* » dans l'étage élevé.

Forêt de montagne *(ceja de la montana, Nebelwald.)*

Cette forêt, d'un type très particulier, couvre les versants de la Cordillère orientale, dans la zone baignée dans un brouillard presque constant, entre 2.800 et 3.500 m d'altitude. La limite supérieure des végétaux arborescents varie selon les massifs. Au Cayambé, sur l'équateur, les arbres montent à 3.800 m. Sur les versants orientaux des Llanganatis, Andrade Marin (1945) signale une végétation arborescente jusqu'à 3.400 m environ. Au fond de la vallée d'Alao, la forêt s'arrête vers 3.500 m, alors que dans le dédale des montagnes entourant le volcan Sangay, les plantes ligneuses s'élèvent jusqu'à 3.800 m. J'ai encore trouvé des îlots boisés de *Polylepis sp.* vers 4.100 m dans le petit val de Culebrillas.

La flore de ce type de forêt est assez mal connue, en raison de l'inaccessibilité des lieux, ce qui est valable pour les versants orientaux, encore inexplorés. La forêt de montagne consiste en petits arbres, n'excédant guère 5-12 m. La densité du sous-bois varie, selon l'altitude et l'exposition. Partout les épiphytes (Broméliacées, Orchidées, Fougères, Mousses et Lichens) couvrent les branches en sura-

bondance. Les pentes abruptes et la lisière supérieure de la forêt sont envahies d'une végétation extrêmement dense, dont le Bambou *Chusquea scandens* Kunth. représente l'élément dominant. Plus haut, les Ericacées, *Berberis*, *Fuchsia*, *Polylepis*, etc. constituent un maquis, haut de 3 à 6 m., pratiquement impénétrable, qui monte jusqu'à 3.900 m dans quelques vallées (Val de Collanes, dans le massif de l'Altar). La composition de la forêt est variable, mais certains éléments se retrouvent partout dans ces régions élevées. ACOSTA SOLIS (1951) mentionne en particulier les plantes ligneuses suivantes, autour du volcan Sangay (Culebrillas et Carniceria), entre 3.300 et 3.800 m.: *Compositae : Senecio ecuadorensis* Hieron., *Bacharis polyphylla* Klatt, *Diplostephium antisanense* Hieron., *Aplopappus sp.*, *Loricaria ; Araliaceae : Oreopanax rosei* Harms. et *O. sessiliflorum* R. & P.; *Guttiferae : Hypericum struthiolaefolium* Juss.; *Ericaceae : Pernettya faroifolia* Benth. Plus au Nord, près de l'équateur, la région de Pedregal et Sebritana (alt. 3.500-3.800 m) est couverte d'une forêt où dominent les *Compositae :* genres *Senecio*, *Gynoxis*, *Bacharis*, *Aplopappus*, *Verbesina*, *Zaluzania ;* les *Ericaceae* représentées par *Pernettya*, *Macleania*, *Ceratostema* et *Vaccinium*, les *Polygalaceae : (Monnia)*, les *Melastomaceae : Brachyotum*, *Miconia ;* les *Solanaceae : Solanum*, *Cestrum*, les *Rosaceae : Osteomeles*, *Rubus*, *Polylepis ;* diverses Araliacées, Legumineuses, Gnetacées, Polygonacées, Labiées, Oenotheracées et Borragniacées. Dans le massif du Cayambé, sur l'équateur, les formations ligneuses entourant la lagune Chiqui (alt. 3.800 m) comprennent des Composées: *Chuquiragua*, *Diplostephium*, *Loricaria*, *Senecio ; des Guttiferae : Hypericum ;* une Rosacée: *Rubus coriaceus* Poi.; des Rubiacées, des Myrsinacées.

PARAMO

Au-dessus de la forêt rabougrie de la zone des brouillards, la végétation arborescente s'atrophie et cède la place à des buissons, puis à diverses associations herbacées. Entre 3.500 et 4.000 m, c'est la zone des paramos, l'un des biotopes les plus particuliers de la région néotropicale (BOURLIÈRE, 1957). La limite entre la forêt et le paramo est en fait assez imprécise et fluctue en fonction des microclimats locaux. Les conditions climatiques des paramos sont rudes; l'on y enregistre des extrêmes d'humidité et de température. Les nuits sont très froides et le gel fréquent. Les abondantes précipitations prennent parfois la forme de grêle et de neige. Le sol, tantôt sablonneux (tuf volcanique), tantôt tourbeux et acide, constitue par places une véritable éponge de fibres végétales. Des fondrières et marécages alternant avec des étangs, entravent fréquemment toute progression. Dans les parties basses, la végétation arbustive comporte des Solanacées, des Lupins, des Calcéolaires et d'énormes Broméliacées (*Puya* sp.). Certaines *Puya*, les « *huicundas* » des indigènes, formant de grandes rosettes, montent jusqu'à 3.900 m sur le Tungurahua. Les Tapirs sont friands des parties centrales tendres de ces

végétaux. Ils s'abritent fréquemment au sein des inextricables fourrés de Graminées « *espadanas* », aux feuilles longues de 2-3 m, que MARTINEZ (1933) a rencontrées jusqu'à près de 4.000 m dans le paramo de Minsa. Dans quelques vallées, la transition entre la forêt et le paramo est assurée par les Bambous *(Chusquea)* et par des peuplements de *Gunnera* (Halorrhagacées). Dans le Val de Culebrillas, près du Sangay, ces sortes de Rhubarbes géantes portent des feuilles excédant 3 m de diamètre. Sur les versants orientaux des Llanganatis on retrouve les *Espeletia* arborescentes (Composées), propres aux paramos de la Colombie et dont une espèce caractérise le paramo de El Angel, au N. de l'Equateur. Ces « *frailejones* » aux rosettes de longues feuilles tomenteuses argentées, atteignent ici un développement remarquable. Vers 2.900 m certains exemplaires mesurent 9 m de haut, mais leur taille décroît progressivement jusqu'à la limite supérieure de leur distribution, qu'ANDRADE MARIN (1945) situe vers 3.700 m. GOUDOT (1843) a vu fréquemment les traces de Tapirs dans les paramos herbeux, bien au-dessus de la limite des forêts, et a trouvé les débris des jeunes pousses d'*Espeletia*, dont ces animaux mangeaient la partie centrale tendre. Dans tout l'Equateur, les zones supérieures des paramos ont un aspect de steppes (steppes herbeuses microthermes). La végétation pauvre en est composée principalement de Graminées. Le Tapir pinchaque ne monte qu'exceptionnellement dans ces zones découvertes.

MŒURS

Dans ce milieu de forêt et de maquis pratiquement impénétrable, le Tapir ouvre de véritables tunnels, par lesquels il transite dans son territoire. Ces couloirs mesurent approximativement 1 m de haut pour une largeur de 60 cm. Le sol en est littéralement couvert d'excréments. Plusieurs naturalistes et explorateurs ont profité de ces tunnels pour progresser au cœur de ces zones inaccessibles. MARTINEZ (1933) écrit que sur les flancs du volcan Tungurahua, les tunnels des Tapirs constituent la seule voie possible, dans les impénétrables fourrés d'Ericacées recouvrant le sol à 3.700 m d'altitude. GOUDOT (1843) rapportait à ce propos: « Plusieurs fois, en parcourant les bois avec des hommes du pays, j'ai profité des sentiers formés par le passage de ces animaux, surtout dans les régions très élevées, où une atmosphère presque toujours humide et froide donne à l'ensemble de la végétation un caractère singulier. Aussi lorsqu'un chemin de Tapir pinchaque (camino de danta) s'offrait dans notre direction, nous avions soin de profiter de cette route, ainsi que l'appelaient pompeusement les indigènes ». — Nous ne savons encore rien de l'extension d'un territoire de Tapir, toutefois les indiens et les chasseurs expérimentés m'ont affirmé que l'animal occupe un territoire très vaste, dans lequel il se déplace en quête de nourriture, en empruntant toujours les mêmes pistes. Aucun indice ne m'a permis de déterminer, même approximativement, la densité de la population du Tapir pinchaque, en raison précisément de

l'extrême difficulté de progression dans son biotope. Il semblerait qu'elle n'excède pas 1 à 2 individus pour 10 km² dans les zones les plus propices. SANBORN et WATKINS (1950) ont estimé la population de *T. indicus* à 9 individus, pour une aire de forêt tropicale de 32 km sur 8 km, en Thaïlande méridionale. Le Tapir pinchaque vit en petits groupes familiaux, ou solitaire. Pour se nourrir, l'animal se déplace continuellement en cueillant des feuilles et des rameaux, de part et d'autre de son chemin. Selon les indiens, il ne brouterait guère l'herbe. Le mode d'alimentation du Tapir à chabraque serait le même, ainsi que le relatent SANBORN et WATKINS (1950). Les chasseurs équatoriens disent que le Tapir pinchaque mange les feuilles et les jeunes rameaux de nombreuses espèces végétales. D'après ROULIN (1829) l'essentiel de son menu se compose de feuilles de *Espeletia* et de *Chusquea*. GOUDOT (1843) a examiné le contenu stomacal d'une ♀, tuée au Mont Tolima, Colombie et y a trouvé une masse de végétaux, composée en majeure partie de Bambou (*Chusquea scandens* Kunth). Les tapirs récemment capturés en Equateur, sont alimentés de rameaux de *Miconia sp.*, dont ils sont très friands. Certains lieux, où affleurent des roches salées et schistes argileux, appelés « *salitres* », en Colombie et « *saladeros* » en Equateur, sont régulièrement fréquentés par les Tapirs, qui entreprennent parfois des pérégrinations lointaines pour s'y rendre. GOUDOT (1843) écrit que les Tapirs y creusent des excavations, où l'on voit les empreintes de leurs dents. C'est au voisinage de ces salines naturelles que l'on a le plus de chances de surprendre le Tapir pinchaque.

D'un naturel extrêmement timide, cet animal ne tolère aucune ingérence dans son domaine. Il réagit à la moindre perturbation et abandonne le territoire dans lequel il aura été dérangé à plusieurs reprises. GOUDOT (1843) rapporte à ce propos, qu'il avait fait placer des lacets en corde et en lianes près d'un « *salitre* », avec toutes les précautions dont sont capables les chasseurs indigènes, et sur les passages les plus fréquentés. Dès ce moment, aucun Tapir n'a repassé par ces endroits. En Thaïlande, SANBORN et WATKINS (1950) ont constaté que lorsque le Tapir à chabraque est dérangé, il émigre aussitôt vers d'autres territoires. Le Tapir pinchaque se baigne fréquemment et se rend toujours au même endroit: lagune dans les paramos, ou étang marécageux dans les forêts de montagne. De nombreuses pistes convergent vers ces points d'eau, et le sol boueux alentour est jonché d'excréments.

RYTHME D'ACTIVITÉ NYCTHÉMÉRAL

Contrairement à l'opinion généralement admise, le Tapir pinchaque n'est pas un animal strictement nocturne. Plusieurs auteurs l'ont aperçu en plein jour. L'aube et les dernières heures claires sont toutefois ses périodes d'activité préférées. C'est alors qu'il quitte son gîte pour s'alimenter. Dans les régions où il n'est jamais inquiété, il reste actif jusque tard dans la matinée. ROULIN (1829)

rapporte que les deux spécimens tués à Sumapaz, Colombie, étaient occupés à manger lorsque les chasseurs les aperçurent, vers 10 heures du matin. ROULIN lui-même, a trouvé des fientes encore fumantes, à 9 heures du matin, sur un chemin, au col de Quindiu. GOUDOT (1843) a eu l'occasion rare de voir, à la pointe du jour, un groupe de quatre Tapirs, dont un jeune, cheminer à la suite les uns des autres. Dans les régions proches des pâturages et des zones fréquentées occasionnellement par les pâtres et les chasseurs, les Tapirs se cachent pendant les heures claires. J. PAEZ et ses chasseurs indigènes n'ont jamais aperçu de Tapirs, au cours de leurs nombreuses expéditions dans les Andes équatoriennes. Tous les individus capturés ont été levés par les Chiens des rabatteurs. L'andiniste N. MARTINEZ, qui a péniblement progressé des heures durant dans les tunnels pratiqués par les Tapirs, n'y a pas rencontré cet animal. En revanche, plusieurs voyageurs solitaires se sont fortuitement trouvés nez à nez avec un Tapir; certains ont pu s'en approcher à quelques mètres sous un vent favorable.

ENNEMIS NATURELS — PRÉDATEURS

L'écosystème dans lequel évolue le Tapir pinchaque ne compte qu'un nombre restreint de grands Carnivores. Le Jaguar, principal prédateur du Tapir commun, reste cantonné dans les régions basses. Seul le Puma monte jusqu'à plus de 4.000 m. Ce Félin constitue, en fait, l'unique ennemi réel du Tapir pinchaque. J. PAEZ, de Quito, spécialiste de la capture des Tapirs, m'a affirmé avoir suivi une trace de Puma parallèle à celle d'un Tapir pinchaque, sur plusieurs dizaines de kilomètres, dans les paramos de Minsa. L'Ours à lunettes (*Tremarctos ornatus* Cuv.), habitant les montagnes de l'Equateur et de la Colombie, est végétarien. Il est peu probable qu'il moleste le Tapir, en raison même de sa lenteur. Je doute que les Canidés et les petits Félidés puissent jouer un rôle de prédateurs pour le Tapir.

PARASITES

Ectoparasites. — Une multitude de Tiques de grande taille affectent toutes les espèces de Tapirs. A Quito, les individus observés étaient harcelés par d'innombrables Diptères.

Endoparasites. — Les analyses fécales des 2 Tapirs pinchaque du Zoo de Los Angeles, USA, ont révélé la présence de *Strongylus*, d'œufs d'Ascarides, de *Strongyloides sp.* et de formes embryonnaires, identifiées comme appartenant au genre *Paranocephala*. Périodiquement ces 2 Tapirs présentaient une diarrhée aqueuse de couleur rougeâtre, renfermant de nombreux Protozoaires *Balantidium sp.* et *Girardia sp.* (GALE et SEDGWICK, 1968). J'ai observé moi-même ce genre de diarrhée chez plusieurs individus captifs, à Quito. Il pourrait s'agir en l'occurrence, d'une infestation avant l'exportation.

ALTITUDES AUXQUELLES ONT ÉTÉ OBSERVÉS OU CAPTURÉS DES SPÉCIMENS DE *T. pinchaque*

COLOMBIE

1 ♂ abattu	Paramo de Quindiu (ROULIN, 1829).	2-3.000 m
2 ♂♂ tués	Paramo de Sumapaz (ROULIN, 1829).	env. 3.000 m
1 ♀ juv. tuée	Las Juntas, au pied du Mt. Tolima, Cordillère centrale, Caldas (GOUDOT, 1842).	1.818 m [?]
1 individu observé	Volcan de Puracé, Cauca (SCLATER, 1870).	3.500-4.000 m
1 spécimen tué	Col de Quindiu (HOPP, 1951).	env. 2.500 m
1 individu abattu	Hacienda « Agua Clara », au N. du volcan de Puracé (HOPP, 1951).	3.600 m
1 ♀ ad. tuée	Rio Majuas, San Augustin, Dept. de Huila, Cordillère centrale (HERSHKOVITZ, 1954)	2.700 m
2 spécimens tués	Paletara, Cauca, à 35 km au S.E. de Popayan (AMNH. N.Y.).	3.200 m
1 spécimen tué	Rio Anambio, Route de Popayan à Puracé (BOURLIERE, 1957).	env. 2.200 m

Ce Tapir n'est jamais rencontré à une altitude inférieure à 3.500 mètres, et il existe jusqu'à 4.200 mètres (WHITE *in* SCLATER, 1870).

Partie australe du Département de Santander, entre 8.000 et 10.000 pieds (2.400 et 3.000 mètres), (CARRIKER, *in* ALLEN, 1942).

J'ai trouvé des battues depuis 1.400 jusqu'à 4.400 m, presque au pied des neiges du Tolima (GOUDOT, 1843).

Le Tapir pinchaque habite normalement les forêts impénétrables, entre 2.300 et 2.800 m, mais il monte fréquemment beaucoup plus haut, jusqu'au voisinage des neiges éternelles (BÜRGER, 1919).

EQUATEUR

1872	3 tués	Paramo del Azuay. Cl. Buckley Brit. Mus. Londres	3.500-4.000 m
1874	4 tués	Papallacta. Musée de Stuttgart. KLEINSCHMITT *in litt.*	env. 3.500 m
1913	1 tué	Vallée au S.E. du Cayambé. MNHN, Paris	4.000 m
1925	1 tué	Papallacta (10. 4. 1925) AMNH, N.Y. 70521	env. 3.300 m
1952	1 juv. capturé	Papallacta AMNH. N. Y. n° 149370	env. 3.500 m
1950	1 juv. capturé	Au-dessus de Borja; AMNH. N. Y. 149424	env. 2.900 m
1953	1 capturé	Versant E. de l'Antisana; au-dessus de Cosanga. AMNH. N. Y. n° 169931	3.000 m

1936	2 tués	Cordillère des Llanganatis, Expédition américaine 1935-36. Acad. Sc. Philadelphie (B. BUTLER, comm. verb.)	4.200 m
1967-1968	15-20 capturés et env. 60 tués	Cordillère des Llanganatis, Massifs du Sangay, du Tungurahua et de l'Altar.	3.000-4.000 m
1968	3 capturés	Au-dessus de Papallacta	3.800-4.000 m
1968	1 juv. capturé	Entre Papallacta et Baeza	2.800 m
1966	traces observées	Dans la neige, versant oriental sur le volcan Sangay (J. LARREA, comm. verb.)	4.700 m
1929 et 1946	Traces observées	Labyrinthe du volcan Sangay (LEWIS, 1950; MOORE, 1950)	3.700 m
1910	nombreuses traces observées	Paramos de Minsa, au S.E. du volcan Tungurahua (MARTINEZ, 1933).	4.080 m

LIMITE INFÉRIEURE DE LA RÉPARTITION DE T. PINCHAQUE

Il n'a pas encore été possible de définir l'altitude la plus basse qu'atteint *T. pinchaque ;* pas plus d'ailleurs que n'est connue avec certitude la limite supérieure de *T. terrestris.* HERSHKOVITZ (1954) est d'avis que les traces de Tapirs rencontrées alentour de 1.500 mètres d'altitude au pied oriental des Andes, peuvent être attribuées indifféremment à l'une ou à l'autre des deux espèces. En effet, aucun spécimen conservé dans un musée n'a été pris entre 1.200 et 1.700 mètres. Cet auteur situe la limite supérieure du Tapir terrestre à 1.200 mètres environ (p. 487). TSCHUDI (1844) la situe à près de 1.000 m au Pérou; TATE (1939) a vu des traces à 1.060 m, au Vénézuela et KRIEG (1951) écrit que *T. terrestris* monte à plus de 1.000 mètres en Bolivie, dans les montagnes bordant le Chaco.

En Equateur oriental, le Tapir des plaines monte vers 1.200 m, au Mont Sumaco, et alentour de 1.800 m dans la Cordillère de Guacamayos (M. OLALLA, comm. verb.). Le géologue suisse K. T. GOLDSCHMID *(in litt.)* m'a confirmé avoir observé de nombreuses empreintes de Tapir sur les bords du Rio Coca et du Rio Salado (Alt. env. 1.250 m). TATE (1939) a relevé des traces, qu'il attribue à *T. terrestris* au-dessus de 7.000 pieds (2.100 m), sur les pentes des montagnes voisines du Rio Pastaza. Je crois cependant qu'il s'agit en l'occurrence d'empreintes du Tapir pinchaque.

Il serait fort intéressant d'étudier les Tapirs dans certaines vallées des Andes orientales de l'Equateur, car l'on ne saurait exclure d'emblée la probabilité d'une existence sympatrique des deux espèces dans quelques localités. L. PONCE et M. OLALLA, collecteurs zoologiques avertis, estiment en effet que *T. pinchaque* descend plus bas que Baeza (1.980 m), jusque dans la région de Cosanga (1.880 m) où, disent-ils, on trouverait déjà *T. terrestris.*

CHASSE ET CAPTURE

Un véritable massacre du Tapir pinchaque débuta en 1966, lorsqu'un établissement zoologique américain, signa un contrat pour la capture de spécimens vivants, avec deux aventuriers de Los Angeles. Accompagnés d'une meute de chiens et armés de carabines à tranquillisants, ces hommes, inexpérimentés dans l'emploi des drogues, firent périr plus de 20 Tapirs dans les paramos de l'Antisana et dans les Monts Llanganatis, sans parvenir à récupérer un seul animal vivant. Face à cet échec, l'établissement prolongea le contrat, mais les chasseurs ne firent qu'accumuler des cadavres au cours des mois. Une prime de mille dollars fut offerte, par des appels à la radio et une active propagande dans les foires hebdomadaires régionales. Il s'ensuivit une ruée des populations rurales vers les régions hébergeant encore le Tapir pinchaque. Sur les douzaines d'individus tués, un seul, pris au cours d'une battue, put être livré aux Etats-Unis, au début 1967, par le Chasseur J. PAEZ, de Quito. Le commerce des Tapirs s'organisa et devint une affaire florissante, bien que l'on admette une proportion de 40 à 60 décès pour un spécimen exporté vivant. J'ai appris que de nombreux Tapirs capturés, ne présentant aucun symptôme pathologique, sont morts subitement le jour même, ou au cours des trois jours suivant leur transfert en captivité.

La capture d'un spécimen vivant est une entreprise très longue, pénible et aléatoire. On traque l'animal, au cours d'une vaste battue organisée avec 30 à 40 indigènes, accompagnés de nombreux chiens.

Dans une région préalablement choisie, les chasseurs repèrent une piste, qu'ils suivent pendant des heures ou même des jours, jusqu'à la découverte de l'animal. Peu de vallées offrent des sites propices à la capture du Tapir. Longeant les crêtes, les rabatteurs encerclent la vallée et descendent vers l'endroit où le Tapir est signalé. Sitôt levé, l'animal fuit vers l'aval pour tenter de se réfugier dans le torrent. De son galop extrêmement rapide, il devance les chiens, qui perdent parfois sa trace. Le Tapir poursuivi fonce aveuglément droit devant soi, traversant les fourrés les plus denses, sans les contourner. Lorsque la pente est coupée de falaises ou de « quebradas », il arrive fréquemment que le tapir trouve la mort, en se précipitant dans le vide. C'est ainsi que dans les parages trop accidentés du Sangay, PAEZ m'a affirmé avoir perdu plusieurs dizaines de spécimens qui se sont écrasés au bas de rochers. Se sentant en sécurité dès qu'il a pu gagner un cours d'eau, le Tapir reste immergé aussi longtemps qu'il se croit en danger. GOUDOT (1843) rapporte qu'un individu s'est laissé assommer à coups de pierres par un chasseur, plutôt que de quitter le torrent dans lequel il s'était réfugié. Dans l'eau profonde, les Tapirs restent parfois immergés jusqu'à la noyade. Certains succombent à l'inspiration d'eau, au cours de leurs efforts désespérés pour se libérer des lassos qui les retiennent.

Lors de la chasse au Tapir, un second groupe de péons se répartit au fond de la vallée, au voisinage du torrent, dans le but d'éviter la perte de l'animal. Plusieurs fois, en effet, le Tapir, devançant la meute de chiens de plusieurs minutes, parvient à plonger dans les eaux bouillonnantes et disparaît. Il arrive également que l'animal dérangé prenne la fuite vers l'amont, où il trouve presque toujours le salut, aucun chien n'étant en mesure de le rattraper dans son galop ascensionnel sur le terrain tourbeux, rendu glissant par les pluies. Le gîte diurne du Tapir pinchaque, toujours caché au plus profond d'un fourré, est difficilement décelable, même pour les chiens auxquels l'animal échappe fréquemment par vent défavorable. Vautré sur le sol tourbeux, le Tapir est presque invisible en raison de sa couleur sombre.

Dès qu'ils y parviennent, les chiens encerclent le Tapir et l'immobilisent. Soufflant fortement, à la manière d'un cheval qui éternue, le Tapir tient tête à ses agresseurs, auxquels il inflige de graves blessures par ses morsures. Les chasseurs le prennent au lasso de cuir. Le Tapir prisonnier parvient quelquefois à rompre les lassos, grâce à sa prodigieuse force musculaire. C'est au cours de cette lutte que l'animal se blesse profondément par les lassos qui lui entaillent les chairs, et par les nombreuses morsures des chiens.

Liste des individus exportés vivants de l'équateur [1]

1950, 26 novembre. 1 ♀ subadulte, « Panchita », capturée très jeune près de Borja; élevée par des indigènes et expédiée ensuite au Zoo de Bronx, New York. Premier spécimen de l'espèce présenté vivant dans un jardin zoologique. Morte le 8-10-1952 (tuberculose), après 1 an, 10 mois et 12 jours. (Crandall, 1964).

1952, 12 juin. 1 ♂ « Panchito » (pelage juvénile), capturé au-dessus de Papallacta, sur le versant N. de l'Antisana, par les frères Gonzalez, de Papallacta, puis vendu à M. Olalla, qui l'emmena à Quito, où il le céda à C. Cordier. L'animal fut expédié au Zoo de Bronx, N.Y., où il mourut en novembre 1952, après avoir refusé de s'adapter à la nourriture présentée.

1953, 3 septembre. 1 ♀ 3/4 ad., capturée très jeune sur le versant E. de l'Antisana et élevée par des indigènes du village de Cosanga, entre Baeza et Archidona. Ce Tapir fut affecté au travail du « trapiche » (broyage de la canne à sucre). (J. Pauker, comm. verb.). Exportée par R. Blomberg au Zoo de Bronx, N.Y.. Morte le 20-12-1955 (tuberculose). (Crandall, 1964).

1965, 1 novembre. 1 ♂ 73 kg. env.; capturé très jeune et élevé en compagnie de porcs par des gens d'Archidona. Expédié à Quito et exporté par une firme spécialisée à Birmingham, Angleterre, où il est mort d'une affection au foie.

[1] Aucun Tapir vivant n'a été exporté de la Colombie.

1966, automne. 1 ♂ juv., capturé dans le massif des Llanganatis, par J. PAEZ. Expédié à Los Angeles, Mort.

1967, —— 4 Tapirs, capturés par J. PAEZ, dans les Llanganatis et près du Sangay; expédiés à Los Angeles, USA. Deux sont morts en route. 1 ♂ juv. a été reçu en mars au Zoo de Los Angeles et 1 ♀ juv. y est entrée en mai. Ces 2 individus sont encore en vie en août 1968. (GALE & SEDGWICK, 1968).

1968, 30 janvier. 1 ♀ ad. gestante et 1 ♂, capturés par les chasseurs de J. PAEZ, dans les Llanganatis, ont été exportés à Francfort. Le ♂ est mort au cours du transport; la ♀ a succombé après avoir avorté. L'une des dépouilles serait conservée au Musée de Stuttgart, l'autre au Musée d'Histoire naturelle de Berne, Suisse. (HONEGGER. comm. verbale).

1968, 12 mars. 1 ♂ et 1 ♀ (1/2 et 2/3 ad.), capturés par J. PAEZ dans les Llanganatis. Expédiés au Zoo de Francfort, Rep. Fédérale d'Allemagne. Encore vivants en décembre 1968.

1968, 11 avril. 1 ♂ et 1 ♀, capturés par J. PAEZ, dans les Llanganatis; expédiés au Zoo de Dallas, Texas, USA. Le ♂ est mort d'un infarctus, 15 jours après son arrivée. La ♀ a succombé à une infection intestinale 3 semaines après son transport.

1968, 23 avril. 1 ♂ et 1 ♀, capturés au-dessus de Papallacta, Versant N.-E. de l'Antisana), par des chasseurs de J. PAEZ. Expédiés au Zoo de Vincennes, Paris. Encore en vie en décembre 1968.

1968, 2 mai. 1 ♂ et 1 ♀, capturés dans les Llanganatis, par J. PAEZ. Expédiés au Zoo de Memphis, USA. La ♀ est morte, mais le ♂ vivait encore en septembre 1968.

1968, 15 mai. 1 ♀ juv., capturée au-dessous de Papallacta, près de Baeza, (pelage juvénile). Expédiée par J. PAUKER, de Quito, à Birmingham, Angleterre. Statut actuel inconnu.

1968, 7 juin. 1 ♂ adulte, capturé au-dessus de Papallacta (versant N. de l'Antisana). Expédié par J. PAUKER, à un marchand, à New York. Encore en vie en septembre 1968.

1968, 13 juin. 1 ♂ et 1 ♀, capturés dans les Llanganatis, par J. PAEZ; expédiés au Zoo de Memphis, USA. Encore en vie en juillet 1968.

En septembre 1968, un exportateur équatorien possédait encore 7 Tapirs vivants dans son établissement zoologique, et 5 individus dans les enclos d'acclimatation, au-dessus de Salcedo, au pied des Monts Llanganatis.

RÉSUMÉ DES SPÉCIMENS EXPORTÉS:

1950: 1; 1952: 1; 1953: 1; 1965: 1; 1966: 1; 1967: 4; 1968 (fin septembre): 14; TOTAL: 23.

CAPTIVITÉ

En règle générale, les Tapirs s'adaptent aisément à la captivité, en raison de leur naturel doux et pacifique. Ils résistent bien aux variations climatiques sous les différentes latitudes. Les individus de *T. pinchaque* étudiés s'apprivoisaient parfaitement en une dizaine de jours. Ils affectionnent les caresses sous le ventre, sur la poitrine et dans le creux des reins. Les animaux accueillent leur gardien par des cris aigus, mais ne paraissent pas témoigner de préférence pour une personne définie.

Contrairement aux trois autres espèces, le Tapir pinchaque présente certains problèmes d'adaptation, en raison de l'altitude et des conditions climatiques très particulières qui règnent dans son milieu naturel.

Il réagit défavorablement aux variations hygrométriques; l'air trop sec lui est néfaste, ainsi que l'atmosphère polluée des grandes cités. (Deux individus morts en quelques mois, d'affection pulmonaire, à New York). Il y a lieu de noter que tous les Tapirs provenant des Andes équatoriennes ont eu à subir de mauvais traitements lors de leur capture et pâtissent de conditions alimentaires, climatiques et sanitaires inadéquates en attendant leur destination finale. La plupart des individus étudiés souffraient de perturbations des fonctions digestives. Cela pourrait expliquer dans une certaine mesure la mortalité élevée, enregistrée au cours des premières semaines de captivité. La sécheresse atmosphérique favoriserait une forme de trachéite. Parmi les Tapirs morts en captivité, à Quito, l'un des spécimens, autopsié à l'Institut vétérinaire de l'Université centrale, a révélé une grave affection des voies respiratoires. Les individus jeunes s'adaptent mieux à la captivité que les adultes, mais l'on a constaté de grandes différences individuelles.

Alimentation en captivité

Avant son transfert à New York, le très jeune ♂ « Panchito » recevait le mélange suivant, à Quito: Bouillie de maïs cuit, épis de maïs verts, patates douces, fèves et myrtilles. (Naundorff, 1953).

Grzimek (1968) nourrit les deux pensionnaires du Zoo de Francfort, de carottes, oignons, bananes, poireaux, céleri, consoude, pommes, pommes de terre bouillies, choux, laitues et orge. Des vitamines et oligoéléments sont régulièrement ajoutés. Lors de ma visite à Francfort, en juillet 1968, j'ai vu dans leur auge du blé germé, des cerises, des flocons d'avoine et divers légumes crus. Les Tapirs disposaient d'une quantité de foin, dont ils faisaient une grande consommation. Au cours des deux premières semaines, les deux individus du Zoo de Los Angeles, U.S.A. ont refusé toute nourriture, à l'exception de laitues, de bananes et de pommes. Progressivement, ils se sont accoutumés à un mélange d'orge, de farine

de luzerne et de légumes frais, additionnés d'une préparation commerciale de vitamines et minéraux. Par la suite, les Tapirs ont accepté les granulés concentrés, en usage courant dans les jardins zoologiques (GALE & SEDGWICK, 1968).

DOMESTICATION

Des indigènes capturent occasionnellement de jeunes Tapirs, qu'ils élèvent en liberté dans leur basse-cour. J'ai même eu connaissance d'un jeune Tapir pinchaque utilisé comme animal de trait. En 1953, des chasseurs de Cosanga, ont pris un jeune individu et l'ont élevé en compagnie de porcs. Par la suite cet animal a été affecté au broyage de la canne à sucre. Attelé chaque jour à la barre du « trapiche » au moyen d'un harnais primitif, le Tapir actionnait le broyeur, en tournant inlassablement en rond, à la manière des ânes élevant l'eau dans les « norias » nord-africaines.

J. PAUKER m'a appris que dans le Haut-Napo la pratique d'utiliser les Tapirs *(T. terrestris)* au travail du « trapiche » était répandue.

Un certain M. Azanki, de Montalvo, sur le Rio Bobonaza, employait un couple de Tapirs adultes au broyage de la canne. Une fois le travail achevé, les animaux se promenaient en toute liberté dans le village et se rendaient au bain dans la rivière voisine. M. O. Rodriguez, propriétaire de l'hacienda « Primavera » située entre Coca et Limoncocha, affectait également un Tapir ♂ à cet insolite travail.

USAGES, FOLKLORE

Après sa mort, le Tapir pinchaque conserve une grande valeur; sa chair étant consommée par les populations rurales. Tous les indiens que j'ai questionnés à ce sujet dans les hautes vallées, m'ont affirmé être friands de la viande rouge du Tapir pinchaque; ceci contredit l'assertion du Père Juan de VELASCO (1789) selon qui la chair de l'animal est dédaignée, en raison de son mauvais goût.

Autrefois, et parfois de nos jours encore, la viande de Tapir a constitué l'essentiel de l'alimentation des péons, lors d'expéditions dans les Andes équatoriennes.

Comme la chair, le cuir est largement employé; là aussi les avis diffèrent sur la qualité. VELASCO rapportait que les peaux étaient prisées pour la confection de boucliers. En revanche, R. B. WHITE écrivait de Colombie: — « Ces animaux sont rarement tués, car leur peau ne se vend que 3 shillings ». (SCLATER, 1870).

A l'heure actuelle, les péons des haciendas fabriquent d'excellents lassos très résistants, en découpant la peau fraîche en forme de spirale fine, de manière à former une lanière continue de près de 10 mètres de long. Les paysans utilisent la peau tannée en guise de tapis. Un taxidermiste de Quito reçoit régulièrement des peaux de ce Tapir pour les tanner.

Les indiens de la Sierra considèrent les ongles du Tapir pinchaque comme un remède polyvalent et leur attribuent certaines vertus magiques. L'ongle de Tapir est un gage de fidélité pour les amants. Dans la plaine amazonienne, les indiens Jivaros croient aux propriétés curatives des griffes du *T. terrestris*.

CONSERVATION

Depuis des temps immémoriaux, les populations indiennes autochtones ont largement pratiqué la déforestation dans les vallées interandines de la Colombie et de l'Equateur. Lent au début, ce processus de dégradation s'est accéléré au cours du 19e siècle. La fabrication du charbon de bois, pour les besoins ménagers et industriels a parachevé la déforestation vers la fin du siècle dernier. Les populations montagnardes ont également chassé le Tapir pour sa viande. La chasse primitive a toutefois influencé la régression de l'espèce dans des proportions infiniment moindres que l'altération du milieu. Le Tapir a progressivement reculé vers les zones élevées d'accès malaisé, dans la Cordillère orientale. Depuis quelques décennies, la progression accélérée de la colonisation agricole, entraînant la destruction des forêts et des maquis « chaparrales » pour l'implantation de l'élevage bovin jusque dans les paramos herbeux, à plus de 4.000 mètres d'altitude, restreignent plus encore l'aire du Tapir des Andes. « — Il est à craindre que l'existence de cette espèce animale relique ne soit bientôt menacée par la déforestation, l'agriculture et la chasse ». (ANONYME, 1968, a). Depuis la récente demande croissante de spécimens de la part de zoos nord-américains, une véritable compétition s'est ouverte entre les marchands d'animaux. Les exportateurs se procurent des Tapirs par tous les moyens possibles. L'offre et la demande ont pris des proportions telles dès 1967, que l'Union internationale pour la Conservation de la nature (UICN) s'est alarmée et a demandé la collaboration de l'Union internationale des Directeurs de Jardins zoologiques, afin d'imposer un ban sur tout achat futur de Tapir pinchaque. (ANONYME, 1968, b).

La seule mesure valable envisagée pour sauvegarder cette espèce relique, est la création de vastes réserves naturelles et de parcs nationaux dans les régions encore inviolées des Andes orientales de l'Equateur.

RÉSUMÉ

Ce travail réunit l'ensemble de nos connaissances sur *T. pinchaque*. La répartition géographique de l'espèce est précisée. Au cours d'une mission, l'auteur en a défini l'aire exacte en Equateur. L'existence de ce tapir au Pérou n'est pas confirmée. Dans toute son aire, l'espèce est en constante régression. Un inven-

taire des captures, observations et spécimens conservés est dressé. Un tableau récapitule toutes les mensurations publiées; celles de 8 autres spécimens sont ajoutées. La morphologie externe, la reproduction et le développement sont étudiés. Une naissance est signalée. L'auteur décrit le comportement et les attitudes de l'animal, de même que son biotope et ses mœurs. La chasse et la capture sont décrites. La liste des individus vivants connus, permet d'établir que 5 seulement ont été exportés de 1950 à fin 1966, alors que 18 tapirs ont été expédiés outre-mer, de 1967 à octobre 1968. L'adaptation et la survie de l'espèce en captivité sont analysées, ainsi que les causes de sa raréfaction. Des mesures de conservation sont proposées.

Summary

This paper is to be considered as a synthesis of our present knowledge on *T. pinchaque*. The distribution of the species is given, with a detailed study of its present status in Ecuador, where the author has carried out a special survey in 1968. The occurrence of the woolly tapir in Peru is still not confirmed. The observations, captures, and known museum specimens are listed. The published measurements are tabulated, together with those of 8 additional animals. The description, the reproduction and the development are studied. The occurrence of a first birth in captivity is recorded. The author describes the attitudes, the behaviour and the ecology of this species. The listed altitudes, at which *T. pinchaque* has been killed or seen, shows that its life-zone lies between 2000 and 4000 meters above sea level. It has not been reported from lower altitudes. The hunting and capture of the woolly tapir are described. All known living individuals are listed. It appears that from 1950 to the end of 1966, 5 tapirs only have been exported, whilst 18 specimens left Ecuador from 1967 to october 1968. The adaptation and survival in captivity, as well as the causes of its rarefaction are analysed. Conservation measures are proposed.

Zusammenfassung

Diese Arbeit bringt die heutigen Kenntnisse über *T. pinchaque* zusammen. Die Verbreitung der Art ist, mit besonderer Rücksicht auf Ecuador. festgestellt. Das Vorkommen in Peru ist noch nicht bestätigt. Alle bekannten Daten über Fundorte und Höhen der beobachteten, — erlegten — und in Museen erhaltenen Exemplare sind aufgezeichnet. Körpervermessungen und Gewichte sind auf einer Tabelle dargestellt. Das Aussehen, die Fortpflanzung und Aufzucht sind beschrieben. Eine Geburt ist erwähnt. Die Ethologie und Oekologie dieses Tapirs ist beschrieben. Der Lebensraum von *T. pinchaque* beschränkt sich zwischen 2.000 und 4.000 Meter ü. M.. Jagd und Fang sind beschrieben. Alle, dem Autor bekann-

ten, aus Ecuador lebend ausgeführten Tiere, sind eingetragen. Von 1950 bis Ende 1966 sind 5 lebende Wolltapire exportiert worden; von Anfang 1967 bis Oktober 1968 sind es aber 18. Die Eingewöhnung an die Gefangenschaft ist erwähnt. Es werden die Ursachen der Bedrohung aufgezählt und Schutzmassnahmen zur Erhaltung dieser seltenen Tierart vorgeschlagen.

BIBLIOGRAPHIE

Acosta Solis, M. 1951. *Primera lista numerada de las maderas y leñosas del Ecuador.* Publ. No. 10, Depto. Forestal del Ecuador, Quito, 65 pp.

Allen, G. M. 1942. *Extinct and vanishing Mammals of the Western Hemisphere.* Special Publ. No. 11, Amer. Comm. for Internat. Wild Life Protection, N.Y., 620 pp.

Alvarez del Toro, M. 1966. *A note on the breeding of Baird's tapir at Tuxtla Gutierrez Zoo.* Int. Zoo Yearbook 6: 196-197.

Andrade Marin, L. 1945. *Altitudes de la Republica del Ecuador.* Edic. Selectas Quito, 133 pp.

Anonyme. 1968*a*. *Zum erstenmal Wolltapire in einem europäischen Zoo in Frankfurt.* Das Tier, Bern (6) 8: 32.

— 1968*b*. *Ecuador : Plight of the mountain tapir.* IUCN-Bulletin, Morges, N.S., 2: 69.

Baker, A. B. 1919. *Breeding of the brazilian tapir.* J. of Mammalogy, 1: 143-144.

Blainville, H. M. Ducrotoy de. 1864. *Ostéographie... des Mammifères.* Atlas, tome 4. J.-B. Baillière, Paris.

Blomberg, R. 1957. *Solche Tiere gibt es.* Fackelträger-Verlag, Hannover, 200 pp.

Bourlière, F. 1957. *Un curieux biotope d'altitude : les paramos des Andes de Colombie.* Terre et Vie, Paris 104: 297-304.

Brown, C. E. 1936. *Rearing wild animals in captivity, and gestation periods.* J. of Mammalogy, 17: 10-13.

Bürger, O. 1919. *Reisen eines Naturforschers im tropischen Südamerika.* 2. Aufl. Dieterich, Leipzig, 470 pp.

Cabrera, A. y J. Yepes. 1940. *Mamiferos Sud-Americanos.* Casa Argentina de Editores, Buenos Aires, 370 pp.

Cabrera, A. 1960. *Catalogo de los Mamiferos de America del Sur.* Rev. Mus. Argentino de Cien. nat. « Bernardino Rivadavia » 4: 1-732.

Cordier, E. 1952. *Coming from Ecuador : Giant Hummers and another Mountain Tapir.* Animal Kingdom, N.Y. (2) 55: 51-55.

Crandall, L. S. 1951. *The Mountain Tapir in the Bronx Zoo.* Animal Kingdom, N.Y. (1) 54: 2-8.

— 1964. *The Management of wild Mammals in Captivity.* Univ. Chicago Press, 761 pp.

Crow, P. 1967. *The empty Ark.* Charles Scribner's Sons, London, 301 pp.

Cuvier, Baron de. 1829. *Rapport sur un Mémoire de M. Roulin..., fait à l'Académie royale des Sciences.* Ann. Sc. nat. Paris (1re série) 17: 107-112.

Diels, L. 1937. *Beiträge zur Kenntnis der Vegetation und Flora von Ecuador.* Bibl. Bot., Stuttgart. Heft 116: 1-190.

Eigner, W. 1951. *Bergtapire.* Z. f. Saügetierkunde, 19 (1954): 178-180.

FLOWER, S. S. 1931. *Contribution to our knowledge of the duration of life in vertebrate animals.* Mammals. Proc. zool. Soc. London : 145-234.

GALE, N. and C. J. SEDGWICK. 1968. *A note on the woolly tapirs Tapirus pinchaque at Los Angeles Zoo.* Int. Zoo Yearbook 8: 211-212.

GOUDOT, J. 1843. *Nouvelles observations sur le Tapir Pinchaque.* C. R. Acad. Sc. Paris 16: 331-334.

GRAY, J. E. 1872. *Notes on a new species of Tapir (Tapirus leucogenys) from the snowy regions of the Cordillera of Ecuador and on the young spotted Tapirs of tropical America.* Proc. zool. Soc. London: 483-492. Pl. 21-22.

GRUBB, P. J. et al. 1961. *Expedition to Ecuador 1960.* General Report. Oxford Univ. Exploration Club. 50 pp.

GRZIMEK, B. 1968. *First woolly tapirs in a european zoo.* Int. Zoo News, Zeist. (2) 15: 47.

HERSHKOVITZ, P. 1954. *Mammals of Northern Colombia, preliminary report No. 7 : Tapirs (genus Tapirus), with a systematic of american species.* Proc. U.S. Nat. Mus. 103, No. 3329: 465-496.

HOFFSTETTER, R. 1952. *Les Mammifères pléistocènes de la République de l'Ecuador.* Mém. Soc. géol. de France, Paris N.S. n° 66.

HOPP, W. 1951. *Wunderwelt Tropen.* Safari Verlag, Berlin, 206 pp.

KRIEG, H. 1948. *Zwischen Anden und Atlantik.* C. Hanser, München. 492 pp.

KRUMBIEGEL, I. 1936. *Beiträge zur Jugendentwicklung des Schabrackentapirs (Rhinochoerus indicus* Cuv.*).* Der Zoolog. Garten N.F. 8: 96-99.

LEOPOLD, A. S. 1959. *Wildlife of Mexico.* Univ. of California Press, Berkeley. 568 pp.

LEWIS, G. E. 1950. *Sangay, Fire-breathing Giant of the Andes.* Nat. Geogr. Mag. Washington 97: 117-138.

LYDEKKER, R. 1916. *Catalogue of the Ungulate mammals in the British Museum (Natural History).* 5. Perissodactyla, London.

MARTINEZ, N. 1933. *Exploraciones en los Andes Ecuatorianos. El Tungurahua.* Publ. Observatorio de Quito. Quito, 117 pp.

MOORE, R. T. 1950. *The first ascent of El Sangay.* Natural History, N.Y. 59 (5): 216-221, 238-239. (6): 272-277, 286-287.

NAUNDORFF E. 1953. *Meine Begegnung mit einem Bergtapir (Tapirus pinchaque* Roulin). Der Zoolog. Garten, N.F. 20: 51-52.

PAZ Y MIÑO, L. 1931. *La exploracion al Reventador.* Publ. del Minist. de Educacion publica, Quito, 59 pp.

POURNELLE, G. H. 1965. *Tapirs resist the change of time.* Zoonoz, San Diego 38 (7): 3-7.

ROULIN, X. 1829. *Mémoire pour servir à l'histoire du Tapir ; et description d'une espèce nouvelle appartenant aux hautes régions de la Cordillère des Andes.* Ann. Sc. nat. Paris (1re série) 17: 26-56.

SANBORN, C. C. and A. R. WATKINS. 1950. *Notes on the Malay Tapir and other game animals in Siam.* J. of Mammalogy 31: 430-433.

SCHAUENBERG, P. 1968. *Mountain Tapir, Status survey in Ecuador.* WWF Full Project No. 380/1968, Morges.

SCHNEIDER, K. M. 1936. *Zur Fortpflanzung, Aufzucht und Jugendentwicklung des Schabrakentapirs.* Der Zoolog. Garten, N.F. 8: 83-96.

SCLATER, P. L. 1870. *On the Hairy Tapir (Tapirus roulini).* Proc. zool. Soc. London, 1870: 51-52.

— 1872. *Exhibition of a skull of the Hairy Tapir of the Andes.* Proc. zool. Soc. London: 604-605.

SIMON, N. 1966. *Survival Service Commission Red Data Book*. Union int. Conserv. Nat., Morges. Vol. 1. Mammalia.

SIMPSON, G. G. 1945. *Notes on pleistocene and recent tapirs*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. N.Y. 86: 33-82.

SOUKUP, J. 1961. *Materiales para el catalogo de los mamiferos peruanos*. Biota, Lima 3 (27): 277-324.

TATE, G. H. A. 1939. *The Mammals of the Guiana Region*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., N.Y. 76: 151-229.

TSCHUDI, J. J. von. 1844. *Untersuchungen über die Fauna peruana*. Scheitlin u. Zollikofer, St. Gallen.

VELASCO, J. de. 1789. *Historia del Reino de Quito*. Parte I. Historia natural. Edit. Cajica, Puebla, Mexico (1961).

WAGNER, J. A. in SCHREBER, J. C. D. 1835. *Die Saügthiere* 6: 392-400. Atlas, pl. 319*b*. Erlangen.

— 1844. *Die Saügthiere*. Supplementband 4: 294.

YOUNG, W. A. 1962. *Rearing an american Tapir (Tapirus terrestris)*. Int. Zoo Yearbook 3 (1961): 94-95.

PLANCHE I

FIG. 12.

Tête de *T. pinchaque*.
Phase à poil clair, oreilles garnies de poils blancs au fond du pavillon à liseré apical blanc; joues gris-brun clair.

FIG. 13.

Tapir pinchaque, mâle adulte; Quito, septembre 1968.
Cet individu porte des oreilles entièrement noires.

PLANCHE II

FIG. 14.

T. pinchaque, nouveau-né; 11 août 1968, Quito; poids 6,2 kg.
(Muséum de Genève, n° 1144/24.

FIG. 15.

Les curieux paramos des Llanganatis, Equateur (alt. 3.100 m)
avec les formations végétales typiques d'*Espeletia sp. (Compositae)*.

PLANCHE III

FIG. 16.

Forêt rabougrie et maquis Vallée d'Alao, Equateur (alt. 3.500 m).

FIG. 17.

La vallée fermée du « Labyrinthe », au pied du volcan Sangay, Equateur (alt. 3.400 m).
La végétation se compose en majeure partie de Bambous *(Chusquea scandens)*.
Au premier plan, un Aulne *(Alnus jorullensis)*.

(Toutes les photos de l'auteur.)

FIG. 12.

FIG. 13.

FIG. 14.

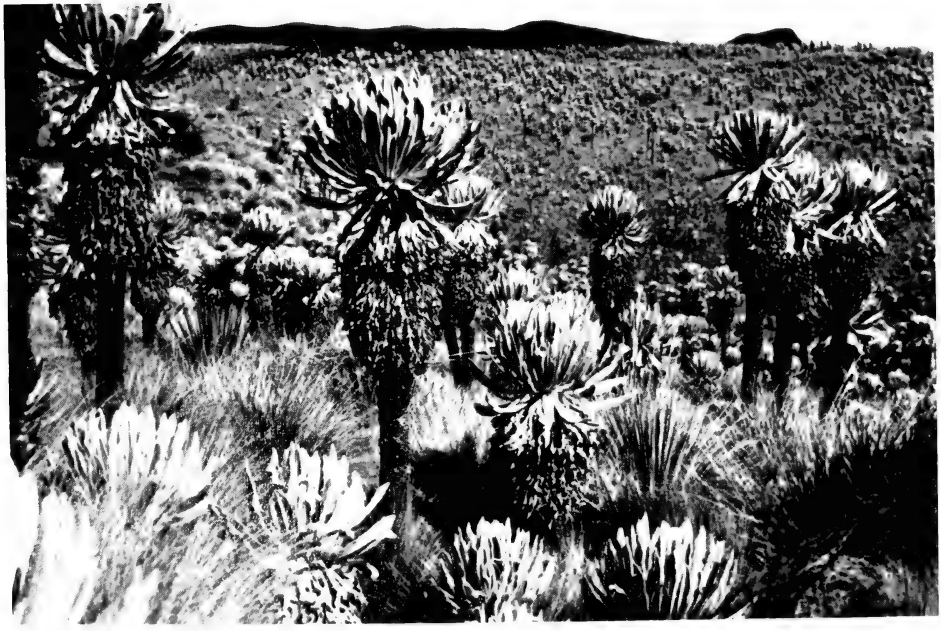


FIG. 15.

FIG. 16.

FIG. 17.

Tome 76, nº 9 — mars 1969

Le lynx *Lynx lynx* (L.) en Suisse et dans les pays voisins

par

Paul SCHAUENBERG
Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Avec 3 figures

INTRODUCTION

De tous les carnivores européens le lynx des Alpes est encore l'un des plus mal connus. En France, en Italie et en Suisse, il est resté pratiquement ignoré des populations qui ont vécu à son contact; il n'a laissé aucune trace dans le folklore des régions montagnardes. Les zoologistes ont publié — jusqu'à une date récente — de véritables énormités sur le lynx, qui fut l'un des plus remarquables représentants de notre faune helvétique.

J'ai réuni ici les documents existants sur cette espèce. Une enquête effectuée auprès des Musées et institutions scientifiques suisses, m'a permis de dresser un inventaire des spécimens conservés. J'exprime mes remerciements sincères à MM. les directeurs et conservateurs des Musées, qui ont eu l'amabilité de me communiquer les renseignements dont ils disposaient.

HISTOIRE

Le lynx a fait partie de la faune primitive de la Suisse. On a trouvé ses os dans plusieurs cavernes et abris: Cotencher (Dubois et Stehlin 1932); Kesslerloch, Schaffhouse (Hescheler 1907); Schweizerbild, Schaffhouse (Nüesch 1896); Freudenthal (Helbing 1935); Thierstein (Stehlin 1918). Le lynx figure dans les abris magdaléniens de Veyrier, près de Genève (Jayet 1943). Il compte au nombre des espèces trouvées dans les stations des palafittes néolithiques du lac de Bienne

(STUDER 1883); de Steckborn, au bord du lac de Constance (RUTIMEYER 1862) et du lac de Wauwil (HESCHELER et RÜEGER 1939). A une époque fort ancienne, le lynx a progressivement déserté les forêts du Plateau, pour se réfugier dans les montagnes. Il a subsisté jusqu'à la fin du XIX^e siècle, en Suisse et jusqu'au début du XX^e siècle dans les Alpes occidentales, où l'Homme l'a finalement exterminé.

LE LYNX DANS LES CANTONS SUISSES

Les cantons sont classés d'après leur ordre alphabétique:

APPENZELL

Selon STEINMÜLLER (1821) le dernier lynx a été abattu en 1791. En 1835, Rüsch ne mentionne pas l'espèce dans sa liste.

ARGOVIE

« Quittant les montagnes, le lynx s'égare exceptionnellement dans les forêts méridionales du canton » (BRONNER 1844). Aucun auteur n'a reparlé ultérieurement de sa présence en Argovie.

BÂLE

En 1653, la ville de Bâle autorisait la chasse du lynx, ainsi que celle de l'ours, dans le baillage de Farnsburg. L'espèce s'est maintenue dans l'évêché de Bâle jusqu'à la fin du XVIII^e siècle (MOREL, Statistique de l'Evêché de Bâle *in* GÉRARD 1871). BURCKHARDT (1841), ne mentionne pas le lynx.

BERNE

Le lynx a habité les Alpes bernoises jusqu'au milieu du XIX^e siècle. KÖNIG (1814) écrit que des lynx venant du Valais font de très rares apparitions. Au cours de l'été 1814, trois ou quatre individus auraient détruit plus de 160 chèvres et moutons dans les montagnes du Simmental (TSCHUDI 1853). Plusieurs lynx ont été capturés ou abattus dans le canton: un mâle ad., en décembre 1804, pris au piège sur la route du Grimsel, une femelle et un jeune pris la même année, près de Wimmis; un individu tué au Gurnigel avait causé des dégâts dans la région de Guggisberg et de Seftigen (BAUMANN 1949). GHIDINI (1909) rapporte qu'au cours d'un séjour d'étude, effectué en compagnie de MM. Agassiz et Desor, Carl Vogt rencontra un lynx sur le glacier de l'Aar.

FRIBOURG

SCHINZ (1822) signalait encore le lynx dans le canton « ... und noch im Jahr 1816 waren drey Luchse im Kanton Freiburg ». Le dernier individu y a été tué en 1826, près de Charmey, en Gruyère (MUSY 1897).

Genève

Je doute que le lynx ait existé dans l'actuel canton de Genève après le XVIII[e] siècle. Si l'ours et le loup sont mentionnés dans les anciennes chroniques, le lynx y fait en revanche totalement défaut. Nous devons à Razoumowsky (1789) le récit suivant: « Dans le courant de l'automne de 1786, un Savoyard m'apporta une peau de lynx tué dans une grange, près d'un village aux environs de Genève. Celui dont nous vîmes la peau ne pouvait être méconnu pour un vrai lynx, par les pinceaux des oreilles et la couleur du pelage. Cette peau étant fort endommagée, on ne peut juger parfaitement de la grandeur de l'animal, mais l'homme qui nous l'avait apportée nous assura qu'il était de la grandeur d'un renard et il l'appelait chat sauvage. » Le *Journal de Genève* du 11.1.1827 rapporte que « M. Magnin, maire de Bernex a envoyé un lynx tué dans les environs d'Annecy et que l'abondance de la neige tombée sur les Alpes en ayant fait descendre les animaux qui n'y trouvent plus de pâture, le lynx a dû suivre sa proie et arriver dans les régions inférieures où, depuis de nombreuses années, on ne l'avait plus vu » (Poncy 1917). Le catalogue de Mortillet (1854) précise qu'on a trouvé l'espèce dans les montagnes de la Maurienne, près d'Annecy et de Saint-Gervais-les-Bains et même au Salève. Dans sa note sur les vertébrés du Mont-Salève, Pittard (1897) ne cite pas le lynx. Dottrens (1958) mentionne les documents que possède le Muséum d'Histoire naturelle de Genève: un juv. tué au Salève en 1820, un individu près d'Annecy en 1827 et un de Thônes en 1830. Un lynx a été abattu aux Houches, Haute-Savoie, en janvier 1850 (Serand 1915). Le Muséum possède des crânes provenant de Veyrier, au pied du Salève et du bois de la Bâtie, près de Genève; ce dernier étant le seul document recueilli sur le territoire du canton. Je mentionnerai encore pour mémoire, la capture d'un lynx près du Fort de l'Ecluse, dans le Jura français, Département de l'Ain, en 1850 (Bouvier 1891).

Glaris

Thunner (1809) considérait les loups, les lynx et les ours comme de grandes raretés dans le canton. Heer et Blumer (1846) ne signalent pas ce Félidé, que Tschudi (1890) estime très rare dans les Alpes glaronnaises. En 1958, le bruit a couru qu'un lynx serait apparu dans la commune d'Ennenda où, entre le 9 avril et le 19 mai, l'on a découvert les cadavres de neuf chevreuils dont la tête avait été sectionnée par un carnassier (Burckhardt 1959).

Grisons

Ce canton a longtemps hébergé le lynx dans ses forêts étendues. Vers 1800, on en tuait encore sept à huit par an (Tschudi 1853). Toutefois, Balar (1806) le considérait déjà comme rare. En mars 1871, un lynx détruisit quatre chèvres dans la ferme de Novrona, en Engadine. En juin 1872, un chasseur de Sent blessa un lynx qui avait ravagé le bétail dans le val d'Uina. L'animal put s'enfuir sur terri-

toire autrichien, où il fut cependant abattu, non loin de la frontière suisse et dépecé. Le chasseur exhiba son trophée de village en village, jusqu'à Tarasp, où le Dr Killias lui acheta la peau. Ce spécimen est le dernier tué dans les Grisons; il figure actuellement au Musée Rhétique de Coire (BRUNIES 1920). Vers 1870, le lynx était considéré comme éteint dans la région de Coire (BRÜGGER 1874). Un individu a été signalé dans la commune de Lumbrein en avril 1887 (FISCHER-SIGWART 1892). Von BURG (1909), qui détenait un crâne et des griffes provenant de l'Eschtal, précisait qu'il n'y avait plus trace du lynx dans l'Engadine, le Puschlav, le Bergell et le val de Münster. On n'entendit plus rien de cet animal jusqu'au printemps 1958, où des cadavres de chevreuils décapités étaient trouvés près de Schuls, en Basse-Engadine. Plusieurs personnes auraient aperçu un lynx entre Ardez et Schuls (BURCKHARDT 1959).

LUCERNE

PFYFFER (1858) rapporte que le dernier lynx de l'Entlebuch a été abattu vers 1700. Au Pilate, l'ours et le lynx auraient encore existé vers 1750. Dans une lettre adressée le 3 mars 1891 à Fischer-Sigwart, M. Stauffer, préparateur à Lucerne écrivait: « Les deux lynx de notre musée ont été tués en 1863; le mâle en hiver, la femelle en été. Par la suite, nous avons reçu deux dépouilles en l'espace de six ans, mais les peaux n'ont pu être conservées (FISCHER-SIGWART 1892).

NEUCHÂTEL

Le lynx vivait dans le canton jusqu'au XVIIe siècle. Les Comptes de la Bourgeoisie de Neuchâtel montrent que des primes furent allouées pour 36 « loups-cerviers » tués dans la région, de 1541 à 1672 (ANONYME 1948).

SAINT-GALL

Je n'ai trouvé aucun renseignement sur le lynx.

SCHAFFHOUSE

Pas de renseignements.

SCHWYZ

La dernière capture du lynx dans le canton remonte au 5 février 1813. Voici ce qu'en écrit SCHINZ (1822) à « Der letzte Luchs welcher im Kanton Schwyz geschossen wurde, ist derjenige, welcher hier abgebildet ist. Man hatte seit mehr als 20 Jahre von keinem mehr gehört, als dieser, wahrscheinlich aus dem Wallis herüber nach den Urneralpen strifte, und grossen Schaden an Vieh anrichtete, indem er in der kurzen Zeit von einigen Wochen gegen 40 Stück Ziegen und Schafe getödet hatte, endlich wurde er den 5. Hornung 1813, bey Morschach im Kanton Schwyz am Axenberg geschossen. » MEYER VON KNONAU (1835) ne mentionne plus le lynx et aucune observation ultérieure n'est connue.

SOLEURE

Pas de renseignements.

TESSIN

FRANSCINI (1835) ne signale pas le lynx dans ce canton; en revanche SCHINZ (1837) écrit qu'il n'est pas rare dans les Alpes tessinoises.

THURGOVIE

Pas de renseignements.

UNTERWALD

« On voit rarement un ours perdu, un loup ou un lynx égaré » (BUSINGER 1836). Il ne m'a pas été possible de retrouver d'autre mention de l'espèce dans ce canton.

URI

LUSSER (1834) rapporte que de temps à autre un lynx vagabond poursuivait des moutons. TSCHUDI (1890) affirmait qu'il était rare dans les Alpes uranaises. Je n'en ai trouvé aucune mention ultérieure.

VALAIS

Ce canton a constitué l'ultime bastion de l'espèce en Suisse; le dernier lynx de notre faune y a été abattu, le 15 août 1894, au Weissthorpass, sur le versant méridional du Simplon (BAZETTA 1905; GHIDINI 1909). De 1640 à 1660, on a tué plusieurs individus dans la région de Charrat; la chasse au lynx était alors libre à Martigny. Le dernier spécimen de la région a été abattu en 1803, par un chasseur de Fully (MARIÉTAN 1939). FARQUET (1947) précise que ce félin habitait la région accidentée entre le Guercet et Charrat, et que les chasseurs d'antan recevaient une prime de 60 florins pour la prise d'un de ces animaux.

En 1857, un lynx fut tué sur un arbre, au-dessus des Mayens de Sion, vers la Pierre-à-Chaux (MARIÉTAN 1946). En 1945, les gens du val d'Illiez parlaient encore des carnivores disparus au cours du XIX^e siècle; le lynx était jadis redouté dans les bergeries de la vallée, où il entrait pour saigner les moutons (MARIÉTAN 1945). SCHINZ (1837) ne le considérait pas comme rare dans les Alpes du Valais, alors qu'en 1861, LUNEL écrivait: « Ce carnassier ne se trouve plus guère, et en petit nombre, que dans les lieux les plus solitaires et sauvages du canton. » Dans la seconde moitié du XIX^e siècle, les observations et les captures deviennent sporadiques. TSCHUDI (1890) rapporte que le lynx habitait la vallée de la Viège, où un bel exemplaire avait été tué en janvier 1862. Il hantait les vallées de Combs, de Bagne et de Tourtemagne; un individu a été abattu en mars 1866 dans le Einsischtal. Le dernier lynx du val d'Hérens a succombé en 1867 (EYNARD 1889). Un individu a été observé au col du Collon, dans la vallée d'Arollaz, le 14 sep-

tembre 1887 (ANONYME 1887). Depuis la dernière capture, en 1894, on n'a plus entendu parler sérieusement de ce félin, que GALLI-VALÉRIO (1927) ne mentionne pas dans sa liste.

VAUD

Le lynx a probablement disparu du Jura vaudois au cours du XVIII^e siècle déjà. En 1847, VUILLEMIN écrivait: « Nous ne l'avons jamais reçu du Jura, mais uniquement des Alpes d'Œx et de Bex. Heureusement il y est rare, car au cours de quarante ans, le professeur Chavannes n'en a reçu que cinq spécimens. G. DU PLESSIS et J. COMBE (1869) signalent le loup-cervier dans les Alpes vaudoises. NARBEL (1901) relate la capture du dernier lynx vaudois comme suit: « Le dernier lynx tiré dans le canton doit être celui qui fut tué vers 1830 par un chasseur de l'Etivaz, nommé Abram Martin. Voilà ce que m'en a dit Josué Henchoz, un des plus vieux chasseurs du Pays d'En-Haut: « Ce beau coup de fusil fut fait au-dessus de la forêt du Pissot, au bord occidental du pâturage de Plana-Raveyre. Il y avait deux lynx, mais le chasseur n'avait qu'un fusil simple, on ne sait pas ce que devint l'animal survivant. »

ZURICH

Au XVII^e siècle, le lynx existait dans la campagne zurichoise, ce que WAGNER (1680) consigna en ces termes: « *Vidi et in agro Tigurino captos.* » SCHINZ (1822) signale la capture d'un individu près de Katzensee, en 1654 et d'un autre près de Hedingen, en 1672. MEYER VON KNONAU (1844) ne mentionne plus le lynx.

EXTINCTION DU LYNX EN SUISSE

Appenzell	1791
Argovie	vers 1850
Bâle	fin du XVIII^e siècle
Berne	milieu du XIX^e siècle
Fribourg	1826
Genève	XVIII^e siècle
Glaris	début du XIX^e siècle
Grisons	1872
Lucerne	vers 1863
Neuchâtel	XVII^e siècle
Saint-Gall	?
Schaffhouse	?
Schwyz	1813
Soleure	?

Tessin	?
Thurgovie	?
Unterwald	milieu du XIX^e siècle
Uri	milieu du XIX^e siècle
Valais	15 août 1894 (dernier lynx de Suisse)
Vaud	1830
Zoug	?
Zurich	fin du XVII^e siècle

DISPARITION DU LYNX DANS LES PAYS VOISINS

Lichtenstein

Disparu depuis plus d'un siècle dans la Principauté, où il existait vers 1616, le lynx ne devait pas y être très rare. Il était fréquent dans le secteur de Bludenz et de Hohenem, en Autriche. Près de Gaffle, un lieu-dit porte le nom de « Bei der Luchsfalle ». La Chronique d'Embs signale déjà ce toponyme (bei den Luxfallen), en 1615. (Von Lehmann 1963.)

Autriche

Très abondant autrefois, le lynx s'est rapidement raréfié dans le pays. Bley (1912), cité par Vasiliu et Decei 1964), signale que 645 individus ont été abattus entre 1521 et 1589. L'espèce était encore commune au début du XIX^e siècle dans les régions hautes de l'Ilg et d'Osterach. Il existait dans la forêt de Bregenz; un lynx a encore été abattu vers 1820, près de Raggal, dans le Walsertal. Il a disparu du Vorarlberg vers le milieu du XIX^e siècle (Bruhin 1868). Le dernier lynx du Tirol a été tué en 1872 (Vasiliu et Decei 1964).

Allemagne

Fréquent au XVI^e siècle dans le Brisgau, le lynx était considéré comme un animal de chasse dans les Franchises de la Forêt Noire, en 1530 (Gérard 1871). On le signalait encore dans le Wurtemberg, au commencement du XVII^e siècle. Il a disparu au Harz en 1818, en Thuringe, en 1843 et au Wurtemberg en 1846. Le dernier lynx d'Allemagne aurait été tué en 1850 sur la Zipfelalp, dans les Alpes bavaroises (Feustel et Scheer 1963).

France

Alsace

Abondant vers 1576, le lynx s'est raréfié progressivement, pour s'éteindre dans les Vosges à la fin du XVIII^e siècle (Gérard 1871).

Jura

Le lynx a disparu depuis longtemps dans le Jura, où il était encore commun au XVI^e siècle. On le connaissait dans le pays de Montbéliard, où sa dernière apparition remonte au 13. 12. 1640. Quelques personnes furent alors attaquées par un lynx sur la route, près d'Etupes (GÉRARD 1871). Le Frère OGÉRIEN (1863) rapporte que cet animal a été pris deux fois dans le département, en 1823 et en 1834. Le 9. 6. 1819, la fameuse « bête de la Gargaille » mordit plusieurs personnes et arracha la moitié du visage à un berger. Dans la région de Belfort DEVANTOY (1951) situe la disparition de l'espèce entre la seconde moitié du XVII^e et le début du XVIII^e siècle. En 1850, un lynx fut encore tué dans l'Ain, au lieu-dit Château-de-la-Folie, près du Fort de l'Ecluse, par un chasseur de Collonge (BOUVIER 1891). Le maire de la commune abattit un lynx à Sarrageois, près de Pontarlier, en 1871 (LAVAUDEN 1930). Signalons enfin une capture douteuse, faite dans les bois de Bovard, près de Salins, vers 1885. Un chasseur y aurait tué un « chat sauvage de très grande taille, et très différent des autres par sa queue courte et ses oreilles surmontées d'un pinceau de poils ». L'animal fut enterré et personne ne put vérifier l'authenticité de ce lynx. Aucun auteur suisse ne mentionne l'existence du lynx dans le Jura. SCHINZ (1837) le croit très rare dans ces montagnes, et TSCHUDI (1853) écrit qu'il n'habite pas le Jura vaudois.

Plateau central

Le lynx a subsisté dans les montagnes du Plateau central jusque dans la seconde moitié du XVIII^e siècle. MAGNÉ DE MAROLLES (1788) le mentionne. En 1822, un individu fut tué dans les bois de Saint-Pierre-Eynac, Haute-Loire; il est conservé au Musée du Puy (MOUSSIER 1854 *in* LAVAUDEN 1930). Le dernier lynx de cette région a été abattu en 1875, près de Génolhac, dans la chaîne du Mont-Lozère, Lozère. Ce spécimen a été remis au Musée de Nîmes, où il figure encore.

Pyrénées

Les Pyrénées sont considérées comme la barrière occidentale de l'aire de *Felis lynx lynx* (L.). L'espèce y a subsisté longtemps, mais elle paraît éteinte à l'heure actuelle. Les rares témoignages consignés dans la littérature permettent de supposer la coexistence du Lynx européen et du Lynx pardelle. En effet, MAGNÉ DE MAROLLES (1788) cite une lettre de M. d'Angieu, lui disant que « la peau d'un lynx tué près de Saint-Gaudens (Haute-Garonne), en 1778, était d'un vrai fauve, tacheté d'un beau noir par dessus tout le corps, même par les jambes, non à bandes suivies, mais à petites mouches, et que le ventre est d'un gris bleu, c'est-à-dire le bout du poil blanc et la bourre qui est à la racine d'un gris foncé ». LAVAUDEN (1930) attribue les deux individus tués dans les rochers de Pena, au Canigou, en été 1917, à la forme d'Europe centrale, car ils n'avaient de mouche-

tures qu'aux pattes. Malheureusement ces spécimens ont été vendus à des touristes (SALVAT 1923). Lavauden pensait alors que le lynx subsistait encore dans les Pyrénées, où il transhumait à la suite des troupeaux de moutons. HAINARD (1962) aurait eu connaissance d'une capture faite en 1957, au Pic du Midi d'Ossau, mais Mme SAINT-GIRONS (1968) n'a pu en obtenir la confirmation. F. DE BEAUFORT (1965) a publié les mensurations d'un crâne, trouvé en 1962, dans le gouffre d'Aran, Hautes Pyrénées. L'auteur attribue ce crâne à *F. l. lynx*, en raison de ses dimensions supérieures à celles des crânes du Lynx pardelle. Cela confirme l'observation de Lavauden sur la présence du Lynx d'Europe centrale dans les Pyrénées. Le seul lynx des Pyrénées conservé, avait été tué vers 1841, à Salvanère, Dépt. de l'Aude, près de la limite des Pyrénées orientales. Le spécimen naturalisé figurait au Musée de Perpignan, mais il a été détruit vers 1900. Le Musée de Bordeaux possède — ou possédait — un lynx monté étiqueté « Pyrénées ». (LAVAUDEN 1930).

Alpes

Au début du XIXe siècle, le lynx était fréquent dans les Alpes françaises. LAVAUDEN (1930) en a publié une étude exhaustive. Nous lui devons les renseignements qui suivent: Une quinzaine d'individus ont été abattus en Savoie de 1820 à 1900. Le dernier lynx y a été tué entre 1890 et 1900, dans la forêt de Malgovert. Dans l'Isère, l'espèce était fréquente au XIXe siècle et s'y est maintenue jusque vers 1840. Un individu aurait encore été observé en 1907 dans la forêt de Buffe, massif de la Grande-Chartreuse (Procès-verbaux de la Soc. Dauphinoise d'Etudes biologiques, no 117, 2. 5. 1928). Dans le Vercors, il a disparu au milieu du XIXe siècle. Les Hautes-Alpes ont été la véritable patrie du lynx; il y était si commun avant 1870, que les chasseurs n'attachaient aucune importance à sa capture. Les renseignements postérieurs à cette date sont consignés dans la liste suivante, établie par Lavauden:

1872: avril, 1 individu tué près de Guillestre.
1873: 1 près de Guillestre, 1 près de Chorges, en février; 1 ♀ le 3 février à Arvieux; 1 ♀ le 10 mars à Ristolas, 1 ♀ le 30 mars à Ristolas, 1 ♂ le 15 septembre à La Roche-de-Rame; 1 ♀ gestante, le 26 octobre, les Orres.
1886: 1 individu dans la commune des Orres.
1887: 1 près de Névache.
1888: 1 ♀ en janvier, près de Guillestre.
1890: 1 individu près de Guillestre (Musée de Gap); 1 tué aux Salettes, dans le vallon d'Escreins, Queyras. (Crâne au Musée de Gap.)
1892: 1 dans la forêt de Risoul, près de Guillestre.
1896: 1 près de la Maison-du-Roy, dans le Briançonnais.
1890 à 1905: le garde forestier Rippert, de Plampinet, aurait abattu 12 lynx.

1907: 1 ♀, fin décembre, près d'Arvieux.
1909: 1 individu, le 22 février, aux Escoyères, près d'Arvieux. (Un cuissot fut mangé à Embrun); le compagnon du précédent a été aperçu dans la région.
1911: 2 lynx ont été observés près du Mont-Genèvre.
1912: 1 couple est signalé, en janvier, dans les montagnes des Orres.

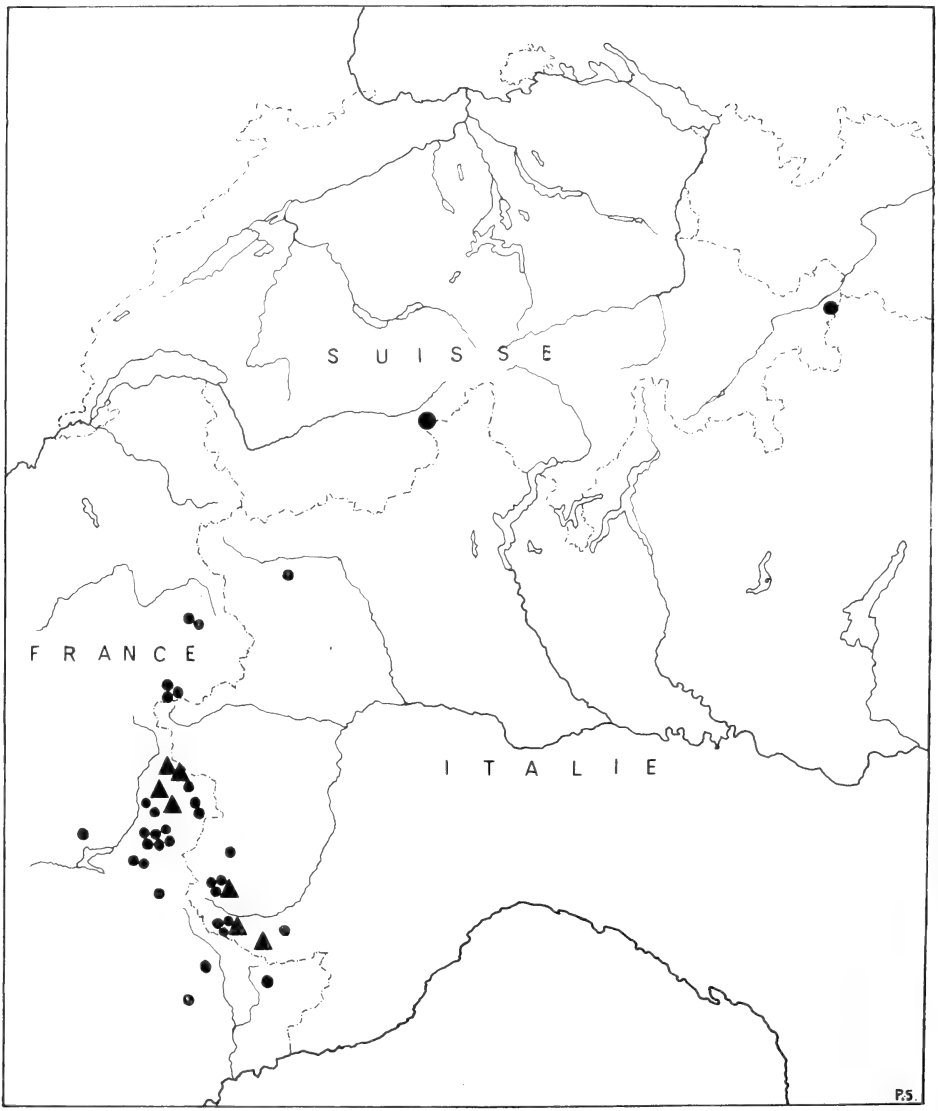


FIG. 1.

Carte de la répartition géographique du lynx dans les Alpes occidentales, après 1870. Points ronds: captures faites entre 1870 et 1900. Triangles: captures postérieures à 1900.

Lavauden n'a pu recueillir aucun renseignement nouveau sur le lynx dans les Hautes-Alpes, après 1912. Dans les Basses-Alpes, l'animal était aussi fréquent autrefois que dans le département précédent. Plusieurs individus ont été tués de 1885 à 1890. Un lynx a été abattu en 1894 (Musée d'Hyères). En hiver 1896, 1 ♀ et son petit ont séjourné entre Tournoux, Saint-Paul-d'Ubaye et le Mélézan, où ils furent appâtés sans succès. En 1913, un garde forestier vit un lynx guettant des marmottes au-dessus de Saint-Paul-d'Ubaye et à la même époque un chasseur de Tournoux en aperçut un poursuivant un jeune chamois. C'est la dernière fois qu'un lynx a été vu dans les Alpes.

Abondant autrefois dans les Alpes-Maritimes, le lynx s'est éteint vers 1890. Les captures ci-dessous sont les dernières connues: 1863, 1 juv. tué sur le Plateau de Saint-Jeanneret; 1867, 1 ♀ et ses petits tués à l'ouverture de la chasse, à Sospel; 1884, 1 subad. tué au-dessus de Saint-Martin-de-Vésubie, par un garde-chasse (Musée de Cannes); 1889, 1 individu abattu à Roure et 1 à Puget-Rostang.

Italie

Nous manquons de précisions sur la présence du lynx dans les Apennins, où il aurait existé anciennement (Cornalia 1870). Il a commencé à se raréfier dans les Alpes italiennes dès le XVII^e siècle. A cette époque, il était encore fréquent au Tyrol et dans le Trentin, où il s'est éteint au cours du XIX^e siècle. Giacomelli (1900) ne le mentionne plus. Le lynx subsistait dans les Alpes centrales au début du XIX^e siècle (Catullo 1838, cité par Toschi 1968). Le lynx habitait ancore longtemps les Alpes piémontaises et la vallée d'Aoste, en particulier, où il était encore commun vers le milieu du XIX^e siècle (Gené 1850, cité par Toschi 1968). Pavesi (1904) le place parmi les espèces en voie de disparition. En fait, on n'y a pas revu cet animal depuis la fin du XIX^e siècle. Dans la Valteline, l'espèce avait existé anciennement, mais Galli-Valerio (1890) écrit à ce propos: « A présent, le lynx a déserté nos montagnes pour toujours ». Dans le Sud des Alpes occidentales, le lynx s'est maintenu jusque vers 1910 environ. Ghigi (1911) communique les dernières captures faites dans la commune de Vinadio, province de Cuneo: 2 ad., février 1883, dans le vallon de Santa Anna; 1 ad. et 2 juv., en février 1885, dans les rochers de Nantès et 1 ad. en mars 1901, dans la forêt de Besson. Les quatre derniers lynx de la région de Cuneo ont été abattus en 1894, 1898, 1902 et 1903. Le dernier lynx des Alpes a été tué le 1. 11. 1909, au-dessus de Valdiéri (Ghidini 1912). Cet individu ♀ ad., naturalisé par un taxidermiste de Turin, est conservé au Musée de Bologne.

APPARITIONS RÉCENTES EN EUROPE OCCIDENTALE

Depuis quelques années, un certain nombre de notes font état d'observations, ou même de captures de lynx, en Autriche, en Allemagne et en France. Il paraît, en effet, vraisemblable que des individus erratiques, venant de l'Est, tendraient à reconquérir des territoires vacants dans les Alpes autrichiennes et bavaroises. Toutefois il faut considérer avec scepticisme toutes les nouvelles relatives au lynx en France et en Suisse. CONDÉ et SCHAUENBERG (1965) ont démontré que les deux « lynx » tués en Haute-Saône, France, en 1958, n'étaient que des chats sauvages.

Il est possible que l'on signalera à nouveau la présence du lynx dans les Alpes suisses dans un avenir prochain. Le canton du Valais a refusé l'autorisation de réintroduire le lynx, en 1968. Néanmoins, des zoologistes français ont été informés que deux lynx, achetés à Prague, et dûment vaccinés contre la rage, ont été lâchés en 1968, quelque part dans les Alpes centrales (Uri ?). (MARQUART. communication personnelle.)

RÉINTRODUCTION

Pour aboutir avec quelque chance de succès, la réintroduction du lynx dans les Alpes occidentales ne saurait être envisagée autrement qu'à l'échelon international, avec la collaboration de la Suisse, de la France et de l'Italie. Outre la question que l'on est en droit de se poser quant à l'opportunité de réintroduire ce prédateur dans un milieu d'où il a été impitoyablement exterminé il y a plus d'un demi siècle, il faut considérer attentivement certaines conditions essentielles, avant de songer à une telle opération. En effet, la condition primordiale est d'assurer au lynx une protection totale, par l'établissement d'une législation nationale, dans chacun des trois pays intéressés. Or cela n'est pas encore le cas en France ni en Italie. En Suisse, une réintroduction ne peut se faire qu'avec l'assentiment des cantons. Il y a lieu de prévoir d'éventuelles interférences du lynx avec les activités pastorales des populations montagnardes et de créer une assurance pour indemniser les propriétaires de petit bétail lésés. Les divers aspects de l'écologie du lynx doivent être considérés: étendue du territoire, erratisme, possibilités d'existence, réserves alimentaires. Le lâcher d'un couple isolé dans les Alpes est d'emblée voué à un échec certain. En revanche, l'introduction d'un certain nombre de femelles gestantes et de quelques mâles, dans les régions protégées des Alpes françaises (Vanoise) et italiennes (Gran Paradiso) me paraît être la solution la plus rationnelle. Les petits, nés *in situ* formeraient alors le noyau d'une population relativement stable. Il serait souhaitable d'envisager ce problème en collaboration avec des jardins zoologiques et avec des zoologistes spécialisés dans l'écologie des Félidés.

DESCRIPTION DE L'ADULTE

Coloration

Dans les Carpathes de Roumanie, on trouve des lynx sans taches sur le dos et d'autres fortement tachetés. Les individus tachetés ou mouchetés sont plus nombreux que les non tachetés. (150 spécimens examinés par Vasiliu et Decei 1964.) Des individus concolores cohabitent avec les lynx tachetés, ce qu'avait déjà remarqué Weigel (1961). En Tchécoslovaquie, les 90% des lynx sont plus ou moins tachetés. Les deux types cohabitent en Pologne. Weigel considère les deux formes comme des variations individuelles. Toutefois l'isolement géographique plus ou moins absolu d'une population importante est de nature à favoriser l'une des formes au détriment de l'autre. Lavauden (1930) avait signalé ce fait pour le lynx en France. L'étude préliminaire du lynx des Alpes m'incite à le considérer comme appartenant exclusivement à la forme non tachetée. Son dos brun-roux ou grisâtre [1] est immaculé, ou très indistinctement moucheté de brun ou de roux foncé. Je n'ai pas connaissance de spécimens adultes franchement tachetés ou mouchetés sur tout le corps. Ainsi, contrairement à ce qui a été publié sur la fréquence du lynx tacheté en Europe centrale, la population du lynx des Alpes était bien différenciée et homogène.

Je rappelle les textes des auteurs: Schinz (1822): « Kopf und Rücken fuchsrötlich, gegen die Seiten mehr ins rotgraue übergehend, die Spitzen der Haare weiss oder grau, daher erhält der Balg ein undeutlich geklecktes Aussehen; der Bauch ist weiss; die Schenkel mit vielen kleinen dunklen Flecken ». Fatio (1869): « Face supérieure fauve, plus brunâtre sur le dos et mouchetée de nombreuses petites taches rousses ou brunes plus ou moins accentuées, suivant l'âge et les individus. Le côté externe des membres plus régulièrement maculé que le tronc.» Lafond (1923): « J'ai pu examiner ce sujet (♀ tuée en nov. 1909, près de Valdiéri) très puissant. Il avait les formes beaucoup plus trapues que celles des exemplaires du N. de l'Europe. Sa fourrure d'hiver pourtant, était épaisse mais peu longue, les pinceaux des oreilles étaient très réduits. Sa couleur était d'un rouge moins vif que celle des lynx scandinaves et les taches manquaient totalement sur toute la partie supérieure du corps, de la nuque à la queue ». Toschi (1966): « Couleur fondamentale des parties supérieures et des flancs variant du brun jaunâtre au gris brunâtre. Les macules ou stries dorsales ne sont pas très distinctes et définies chez cette espèce et plus fréquentes chez les exemplaires plus jeunes ».

[1] Il y a lieu de se méfier de la couleur actuelle des lynx naturalisés. En effet, la peau n° 95/65, du Muséum de Genève, a passé du brun grisâtre au roux, lors du lavage précédant son montage, en 1967.

MENSURATIONS DU LYNX DES ALPES

Hauteur:	75 cm	(TSCHUDI 1853)
	60 cm	(LAVAUDEN 1930)
	60 cm	(BAUMANN 1949)
Longueur tête et corps:	environ 1 m	(TSCHUDI 1853)
	78-130 cm	(LAVAUDEN 1930)
	910-1300 mm	(BAUMANN 1949)
Longueur de la queue:	24 cm	(TSCHUDI 1853)
	110-240 mm	(LAVAUDEN 1930)
	190-210 mm	(FATIO 1869)
	110-245 mm	(BAUMANN 1949)
Poids:	15-30 kg	(TSCHUDI 1853)
	50-60 livres	(FATIO 1869)

Les lynx tués dans les Alpes ne dépassent guère 30 kg. 1 ♂ ad. abattu en décembre 1907, près d'Arvieux, Htes-Alpes, pesait 28 kg (LAVAUDEN 1930).

J'indique ci-après les mensurations du lynx des Carpathes, publiées par VASILIU et DECEI (1964):

Hauteur à l'épaule:	480-860 mm	(33 individus)
Longueur tête et corps:	700-1300 mm	(34 individus)
Longueur de la queue:	120-240 mm	(33 individus)
Poids moyen:	18,6 kg	(20 individus)

Il ressort de la comparaison de ces chiffres, que le lynx alpin ne différait guère du lynx d'Europe centrale et orientale, quant à la taille.

Crâne:

Mensurations des crânes de lynx conservés au Muséum de Genève

N° du crâne	95/69	618/58	814/57	870/78	671/65	203/31	603/64	223/37
Longueur condylobasilaire	139	100	—	—	126	±100	106	126
Largeur bizygomatique	112	84	Fragmenté — non mesurable	89	97	91	84	112
Constriction postorbitale	40	42		41	38	46	46	42
Constriction interorbitale	36	26		26	30	30	25	32
Largeur du rostre, au-dessus des canines	44	31		35	40	37	36	41
Largeur mastoïde	68	54		59	61	58	56	61
Largeur de la boîte crânienne	61	56		57	57	60	60	59
Hauteur de la boîte crânienne	56	45		46	50	48	47	48

VASILIU et DECEI (1964), qui ont publié les mensurations de 31 crânes, ne relèvent pas de différences notables entre le lynx de Roumanie, celui de Tchécoslovaquie et les spécimens des Alpes.

DESCRIPTION DU JEUNE

LAVAUDEN (1930) écrit des petits, qu'ils naissent aveugles et sont très mouchetés. FATIO (1869), en revanche les considère comme plus roussâtres et moins tachetés que les adultes. Je transcris ici la description qu'a publiée cet auteur, du très jeune lynx conservé au Muséum de Genève. « Un très jeune individu qui a été pris vivant dans le Valais, près de Brigue, au moment où sa mère le transportait dans sa gueule, n'ayant pas encore les yeux ouverts et ne mesurant du museau au bout de la queue que 260 mm, ne montre aucune trace des macules qui caractérisent les adultes. Cet animal est, à cet âge, d'un fauve brunâtre assez foncé en dessus et sur les côtés du corps; les faces inférieures sont, chez lui, mélangées de blanchâtre et de gris, sauf à la gorge, qui est entièrement blanche. La moitié des membres antérieurs et les pieds postérieurs sont d'un brun noirâtre. Une petite tache noire est située derrière l'oreille; celle-ci est dépourvue de mouchet et noire sur le bord. La face, légèrement lavée de blanchâtre, est marquée d'une tache noire au-dessus de chaque paupière et d'une bande de même couleur qui, partant de la joue et du coin de l'œil, vient encadrer en partie le blanc de la gorge de chaque côté du cou. Le tiers extrême de la queue est noirâtre.»

Ce spécimen, monté, a été remis au Muséum par V. Fatio. Il porte le n° 814/58 et figure dans le catalogue en 1873. Je rectifie l'erreur de BAUMANN (1949), reprise par HAINARD (1961), concernant la date de cette capture, que ces auteurs situent en 1902. Elle est sans aucun doute antérieure à 1869, date de la publication de l'ouvrage de Fatio.

ÉCOLOGIE

L'écologie du lynx des Alpes est restée inconnue. Les auteurs anciens n'y ont guère attaché d'importance, cet animal n'offrant alors qu'un intérêt cynégétique. En Europe centrale et orientale, le lynx a fait l'objet d'un certain nombre de publications écologiques récentes, dont nous pouvons comparer quelques points avec des relations anciennes, ayant trait au lynx des Alpes. Le présent travail n'étant pas une étude écologique, je me suis borné à réunir les observations anciennes consignées dans la littérature, en les complétant de renseignements récents.

Au moment où l'on parle de réintroduire le lynx dans les Alpes, il m'a paru opportun d'apporter quelques précisions sur certains points de sa biologie.

Territoire — Densité de population

Nous sommes encore assez mal renseignés sur l'étendue du territoire du lynx et sur la densité de sa population. Ces deux éléments de son écologie varient considérablement, selon les régions et les conditions du milieu. Nous ne disposons d'aucun élément permettant d'évaluer l'étendue du territoire du lynx des Alpes. La littérature ne nous fournit pas d'éclaircissement sur ce point. Il est vraisemblable que plusieurs cantons suisses étaient visités plus ou moins irrégulièrement par un même animal; de même le lynx transitait d'Italie en Valais et des Alpes françaises dans les vallées italiennes. Les témoignages des auteurs d'antan concordent en ce qui a trait à l'erratisme de ce carnassier, qui apparaissait dans une vallée après des lustres d'éclipse. La littérature est riche en récits de réapparitions sporadiques dans une région donnée, d'où le lynx disparaît ensuite pour longtemps.

Animal essentiellement forestier, le lynx accuse la plus forte densité dans les pays d'Europe orientale. Werner (1953) a évalué le territoire individuel de cet animal entre 1000 et 2000 hectares, dans les Carpathes orientales, alors que dans la Haute-Tatra, un individu occupe jusqu'à 10 000 hectares. Selon Kratochvil (1968) la population totale du lynx habitant la Yougoslavie serait de 50 à 70 individus, localisés en Macédoine occidentale et dans le Kosmet. En Pologne, le Département de la Chasse de l'Université agricole de Varsovie évalue le nombre de lynx à 2,5 individus pour 100 km² de l'aire totale, et à 5 individus pour 100 km² dans les zones forestières (Haber et Matuszewski 1968). En Europe, la Slovaquie possède la plus forte densité de lynx, que Hell (1968) estime à 1 individu pour 27 km² de forêt. En République soviétique de Lituanie, l'on compte 34 lynx pour 14 790 km² (Novikov 1968), et dans la réserve d'Etat « Belovezkaja Pusca », en Biélorussie, Serzanin (1964) cité par Novikov (1968), on dénombre 34 individus pour 78 000 hectares de forêt. Pour la République soviétique de Karélie, Priklonskij *et al.* (dans Novikov 1968) publient les chiffres suivants: 0,8 individu pour 10 000 hectares, en moyenne; toutefois certaines concessions forestières possèdent une population s'élevant jusqu'à 9 lynx pour 20 000 hectares. Enfin, en URSS, la réserve forestière centrale de l'Etat, sise au nord de la région de Kalinin, entre les sources de la Volga et de la Dwina, est habitée par une population de 0,42 lynx par 10 km². Cette densité est stable d'après les observations s'échelonnant de 1913 à 1950 (Jurgenson 1955, cité par Novikov 1968).

Werner (1953) écrit que le lynx quitte périodiquement son territoire habituel pour entreprendre de lointaines randonnées. Cet erratisme dure parfois plusieurs semaines. Les vieux mâles sont particulièrement vagabonds et réapparaissent souvent après une très longue période d'absence. Si l'on tient compte de la distance

considérable que parcourt cet animal en une nuit, et que HELL (1968) estime à 15 km, il est aisé de concevoir l'étendue du territoire indispensable à l'existence d'un lynx.

REPRODUCTION

Les auteurs n'ont consigné que de rares renseignements sur la reproduction du lynx dans les Alpes. Selon LAVAUDEN (1930) le rut avait lieu en décembre dans les Alpes françaises. Le lynx émet alors des cris puissants que les montagnards percevaient de très loin. Ces appels nocturnes peuvent durer près d'une semaine. « Au mois de décembre 1907, un lynx femelle se fit entendre plusieurs nuits de suite, sur la route de Guillestre à Château-Queyras, Hautes-Alpes. L'animal fut tué le 22 février 1909, aux Escoyères, près d'Arvieux. La voix du lynx est une espèce de hurlement, présentant quelque analogie avec celui du loup, mais moins sourd, et finissant souvent sur une note aiguë » (LAVAUDEN 1930). Sur les monts Tatra et dans les forêts des Carpathes, le rut du lynx s'étend de fin janvier à fin mars, avec une fréquence élevée vers la fin février (WERNER 1953).

FATIO (1869) écrit: « La femelle met bas au printemps, deux à trois petits qu'elle cache dans les trous d'arbres ou de rochers, et qu'elle transporte assez souvent de place en place. » LAVAUDEN (1930) situe la mise bas en avril et mai, dans un creux de rocher, dans une grotte, voire dans un terrier de renard ou de blaireau. La portée serait de deux, trois, quatre, et exceptionnellement cinq petits. Cependant cet auteur signale que d'après la plupart des auteurs, la portée du lynx des Alpes serait très réduite et les femelles passent pour n'avoir qu'un jeune. RÉROLLE (1898) rapporte qu'en 1807, un habitant de La Salle (Briançonnais), captura vivante une portée de quatre jeunes, dans la grotte de La Balme. DAVID-MARTIN (1894) signale la capture d'une ♀ gestante, le 26 octobre 1883, dans la commune des Orres, Hautes-Alpes. Cette gestation exceptionnellement tardive est cependant vraisemblable, des faits analogues sont connus chez le chat sauvage d'Europe.

Il est possible que la reproduction du lynx soit influencée par l'abondance de gibier. HELL (1968) rapporte à ce propos que l'accroissement numérique rapide du lynx en Slovaquie serait dû aux excellentes conditions d'alimentation (lièvres et rongeurs très abondants, très bonne densité de gros gibier). Le nombre des jeunes est élevé et l'on observe fréquemment des femelles accompagnées de trois et même quatre jeunes.

RÉGIME ALIMENTAIRE — PROIES

Les mammifères de taille moyenne ont constitué les proies ordinaires du lynx des Alpes. BRIDEL (1820) qualifie cet animal de grand ennemi des troupeaux et

des chamois. Selon FATIO (1869), il s'attaquerait surtout aux tétras, aux lièvres et aux chamois. LAVAUDEN (1930) écrit que les chèvres et les moutons sont ses proies les plus ordinaires dans les Alpes françaises, mais le lynx s'en prend également au lièvre variable, au tétras, à la marmotte, plus rarement au chamois. En septembre 1856, deux chasseurs virent un lynx poursuivant des isards dans la région de Port-d'Os, Pyrénées (GOURDON 1910). En 1913, un lynx a été observé au-dessus de Saint-Paul-d'Ubaye, Basses-Alpes, alors qu'il guettait des marmottes (LAVAUDEN 1930). La dernière observation d'un lynx dans les Alpes valaisannes mérite d'être rappelée, en raison de son intérêt: « Le 14 septembre (1887) nous faisions à deux une partie de chasse au fond de la vallée d'Arollaz. A 1 heure de l'après-midi, nous aperçûmes dans le lointain quelques points noirs qui s'avançaient rapidement sur la glace du col du Collon. Au moyen de nos jumelles, nous distinguions parfaitement trois chamois poursuivis par un beau lynx à la distance d'environ 100 m. Toute la bande venait d'Italie par le Mont-Brûlé. Arrivés au pied du Roc-des-Bouquetins, les chamois s'arrêtent sur un éboulement. Le lynx en fait autant, se couche sur une grosse pierre et semble sommeiller. Les chamois se couchent également, mais en observant la plus grande vigilance. Nous avons pu constater alors toute la ruse et l'adresse du carnassier. Après 10 minutes d'un repos simulé, il se laisse glisser doucement de sa couche, rampe à plat ventre le long des cailloux et dans les fentes du roc, et parvient ainsi inaperçu à quelques mètres seulement de la proie qu'il convoitait. Soudain, déployant toute l'élasticité de ses muscles, d'un bond énorme, il s'élance sur les chamois. Ceux-ci prompts comme l'éclair, se dispersent et lui échappent en traversant des escarpements infranchissables pour leur ennemi. Avec l'agilité qu'on leur connaît, ils escaladent la Dent-des-Bouquetins en fort peu de temps. Le lynx tente cinq fois, mais vainement, la traversée du couloir. En désespoir de cause, il laisse échapper quelques hurlements lugubres et reprend le chemin de la frontière. Malgré la distance, nous honorons sa fuite de quelques bordées de coups de Vetterli qui ne font qu'accélérer sa retraite. » (ANONYME 1887).

PRÉDATIONS SUR LE BÉTAIL

La présence du lynx constitue un péril certain pour le petit bétail. L'apparition de ce félin dans une vallée était toujours signalée par des dégâts et des prédations sur les chèvres et les moutons, dont la littérature nous fournit de nombreux témoignages. Le lynx n'était cependant pas le seul responsable de ces hécatombes, qui étaient parfois l'œuvre de l'ours, du loup ou de chiens errants. Voici ce qu'écrivait RÖDER (1838) à ce propos: « Haüfiger als der Wolf ist der Luchs in den höheren Waldungen, doch streift er bisweilen in die tieferen Thäler nieder und bedroht hauptsächlich Schafe und Ziegen (Graubünden). Bei solchen Angriffen der Wölfe, Luchse und Bären auf die Schaf- und Ziegeherden gehen in der Regel

eine grössere Menge der letzten durch Sturz über jähe Felswände zugrunde als unter dem Würgerzahn des verfolgenden Raubthieres. » Au cours de l'été 1814, des lynx auraient détruit ainsi plus de 160 chèvres et moutons dans les montagnes du Simmental (TSCHUDI 1853). Le lynx abattu en février 1813, près de Morschach, Schwyz, avait détruit une quarantaine de têtes de petit bétail en quelques semaines (SCHINZ 1822). BRUHIN (1868) raconte que près de l'Iffer, au Vorarlberg, un lynx a précipité 600 moutons dans un abîme, ce qui ruina leur propriétaire. On a vu jusqu'à 40 moutons tués et laissés sur place avec la tête ouverte et la cervelle dévorée. En 1890, M. Thouard, avoué à Embrun, Hautes-Alpes, rapporte que 300 brebis, qui séjournaient dans les pâturages du canton de Guillestre, se jetèrent affolées du haut des abrupts entourant ces premiers, effrayées par deux lynx qui avaient pénétré de nuit dans leur parc (RÉROLLE 1898). HELL (1968) cite plusieurs cas de prédations du lynx sur les animaux domestiques (volaille, chiens), en Slovaquie.

PRÉDATEURS DU LYNX

Le lynx n'a presque pas d'ennemis naturels. L'aigle et le hibou grand-duc, prédateurs habituels des chats, peuvent également attaquer un jeune lynx. HELL (1968) signale qu'en 1963, un lynx rendu furieux par un couple d'aigles qui l'attaquaient, chargea un chasseur dans les monts Belanské Tatry, en Tchécoslovaquie.

CHASSE AU LYNX

De tout temps le lynx a été l'objet d'une chasse sans merci en raison des dégâts qu'il causait parmi le petit bétail des montagnards. Les gouvernements ont encouragé sa destruction par l'octroi de primes pour chaque individu abattu. En Suisse, comme en Italie et en France, ces primes ont été offertes jusqu'à son extermination; il en fut d'ailleurs de même pour l'ours, le loup et même la loutre. Le lynx n'a jamais trouvé grâce devant les chasseurs. « ... wird er entdeckt, so laufen alle Jäger ihn zu erlegen » (BRONNER 1844). On a chassé le lynx par tous les moyens: traque, chiens, pièges.

Contrairement à ce qu'affirmait LAVAUDEN (1930), le lynx poursuivi par des chiens ne se réfugie pas sur un arbre, mais fuit sur le sol. Sur 78 individus abattus en Autriche par l'ingénieur forestier Kochanowski, un seul escalada un arbre devant la meute des chiens (ANONYME 1899).

La chair du lynx était consommée aux Grisons, où on la déclarait succulente (TSCHUDI 1853). Le 22 février 1909, un cuissot de lynx fut mangé à Embrun, Hautes-Alpes (LAVAUDEN 1930). La fourrure était recherchée et constitue, de nos jours encore, un élément important de la pelleterie soviétique.

MATÉRIEL CONSERVÉ DANS LES MUSÉES SUISSES

Musée d'Histoire naturelle, Bâle

1 ♀ nº 551, vers 1830, Grisons (remonté en avril 1948). Fragments du crâne de ce spécimen. (Schaefer, *in litt.*)

Musée d'Histoire naturelle, Berne

1 ♂ ad., décembre 1804, « Im Boden », route du Grimsel, Berne, pris au piège (peau montée et crâne).
1 ♀ ad., août 1804, près de Wimmis, Berne, M. Stettler (peau détruite, crâne conservé).1 juv. même date et même localité (peau détruite, crâne conservé).
1 subad., vers 1850 (hiver), Lötschental, Valais (monté). Achat 1897.

Crânes: 1 ♂ ad., décembre 1804, route du Grimsel, Berne.
1 ♀ ad., août 1804, Wimmis, Berne.
1 juv., même provenance (dentition de transition).
(Baumann 1949; Sägesser, *in litt.*)

Musée Rhétique et du Parc national, Coire, GR.

1 ad. 1872, environs de Schuls, GR. (Müller, *in litt.*)

Musée de La Chaux-de-Fonds, NE

2 spécimens anciens, sans provenance (montés). (Lanz, *in litt.*)

Musée d'Histoire naturelle, Fribourg

2 spécimens, 1826, Charmey, Gruyère, FR (un monté, l'autre en peau). Ce sont les derniers lynx tués dans le canton de Fribourg. (Codourey, *in litt.*)

Muséum d'Histoire naturelle, Genève

1 individu, hiver 1826-1827, Valais (peau nº 95/69).
1 juv., avant 1869, environs de Brigue, Valais, don de V. Fatio en 1873 (peau montée nº 814/58).
1 ♂ ad. janvier 1827, environs d'Annecy, Haute-Savoie, France, don de M. Magnin, le 28.2.1827 (monté, nº 95/65; démonté en janvier 1932 et remonté le 25.5.1967).
1 ad., 1820, Salève, Hte-Savoie, France, don du Dr Gosse (monté nº 814/57; démonté, remonté en novembre 1949; détruit en décembre 1953).
1 ♀ subad., sans provenance; don de A. de Nottbeck (10.12.1942); nº 870/78 (détruit en 1949).

1 spécimen, sans provenance; don de M. Bonelli, 1841, n° 296/79 (détruit à une date inconnue).
1 ad. « Espagne », achat Bouvier, 1883, n° 610/78 (démonté en 1936, peau conservée).
1 ad. « Europe », achat R. Ward, Londres (monté), n° 849/16 (forme mouchetée).

Crânes:

1 618/58 ad. Bois de la Bâtie, Genève. Don V. Fatio.
1 668/32 ad. (avec peau 95/69), 1827, Valais. Don M. Muston.
1 603/64 subad., 1830, Valais.
1 223/37 ad., janvier 1837, Veyrier, Hte-Savoie, France. J. A. Deluc.
1 870/78 crâne et membres, sans provenance. Don A. de Nottbeck.
1 814/57 fragments de crâne et os divers, 1820, Salève, Haute-Savoie, France. Don Dr Gosse.
1 203/31 ad., sans provenance.
1 671/65 ad., sans provenance. Don Dr Mayor, 1899.

NOTE: L'un ou l'autre des spécimens 610/70 ou 870/78 est vraisemblablement le lynx abattu en 1850, au lieu-dit Château-de-la-Folie, près du Fort de l'Ecluse, Jura français, par M. Mantel, de Collonges, et vendu à Genève, où, selon BOUVIER (1891), il figure au Muséum.

COLLECTIONS D'HISTOIRE NATURELLE DU CANTON DE GLARIS, GLARIS

1 spécimen monté, provenant de France. (HENNY, *in litt.*)

MUSÉE ZOOLOGIQUE DE LAUSANNE, VD

2 spécimens, début du XIXe siècle, Montagnes de Bex; Alpes vaudoises (montés); nos 499 et 832. (RIBAUT, *in litt.*)

KANTONSMUSEUM BASELLAND, LIESTAL, BL

1 fragment de mandibule. Ruine de Bischofstein, près de Sissach. (Moyen-Age). (SUTER, *in litt.*)

MUSÉE D'HISTOIRE NATURELLE, LUCERNE

2 spécimens ad., sans provenance (montés). (AREGGER, *in litt.*)

MUSÉE D'HISTOIRE NATURELLE, NEUCHÂTEL

1 spécimen, sans indications (monté). Collection Challandes.
1 *Lynx pardina* (monté), sans indications. (GEHRING, *in litt.*)

Musées de la Ville de Saint-Gall

2 spécimens, sans provenance (montés). (Saxer, *in litt.*)

Musée cantonal d'Histoire naturelle, Sion, VS

1 ♂ ad., 1845, sans provenance (Valais) monté.
1 ♂ juv., vers 1830, sans provenance (Valais), monté. Les deux ont été offerts par des chasseurs locaux. (Deléglise, *in litt.*)

Musée d'Histoire naturelle, Winterthur, ZH

1 ♂ et 1 ♀ sans provenance (montés), Collection Challandes. Le catalogue de cette collection mentionne, en 1862, qu'il s'agit d'animaux des Alpes. (M^me^ U. Hofmann, *in litt.*)

Musée d'Histoire naturelle, Zofingue, AG

1 crâne et 1 griffe (n^os^ 28 a1 et 28 a2). Spécimen tué vers 1879 sur territoire suisse, près de Naunders (Tyrol). (Durnwalder, *in litt.*)

Musée zoologique de l'Université de Zurich

1 spécimen, 5 février 1813, près de Morschach, Axenberg (Schwyz), n^o^ 10098, (monté).
1 spécimen, date inconnue, Grisons (monté, mais en mauvais état). Déjà mentionné dans l'inventaire de 1837. (Claude, *in litt.*)

LYNX DE SUISSE CONSERVÉS DANS LES MUSÉES ITALIENS

1 individu 1866, « Suisse méridionale » Peau montée, Musée d'Histoire naturelle de Milan. (Cagnolaro *in* Toschi 1968.)
1 individu ad. 15. 8. 1894, Weissthorpass, versant S. du Simplon, Valais. Squelette conservé au Museo Galletti, à Domodossola. (Bazetta 1905; Ghidini 1909.)

Au total:

23 peaux de provenance suisse, ou présumée suisse.
5 peaux de l'étranger, ou de provenance inconnue.
8 crânes, ou fragments, de Suisse.
5 crânes, ou fragments, de l'étranger, ou de provenance inconnue.
1 lynx de Suisse, naturalisé, à Milan.
1 squelette de lynx suisse, à Domodossola.

LYNX DE FRANCE CONSERVÉS

1 subad., 1820, Salève, Haute-Savoie. Peau détruite, crâne et os conservés; Muséum de Genève.
1 ♂ ad. 1827, près d'Annecy, Haute-Savoie. Peau montée, Muséum de Genève.
1 ad. 1830, près de Thônes, Haute-Savoie. Peau montée, Musée d'Annecy. (LAVAUDEN 1930.)
2 ad. 11. 2. 1858. Saint-Michel-les-Portes, Isère. Montés, Musée de Grenoble. (LAVAUDEN 1930.)
1 ad., 1890, près de Guillestre, Hautes-Alpes. Monté, Musée de Gap. (LAVAUDEN 1930.)
1 ♀ ad. fin décembre 1907, environs d'Arvieux, Hautes-Alpes. Crâne et peau, Musée de Gap. (LAVAUDEN 1930; SAINT-GIRONS 1968.)
1 ad., fin septembre 1890, Les Salettes, vallon d'Escreins, Hautes-Alpes. Crâne au Musée de Gap. (LAVAUDEN 1930.)
1 ♀ ad., sans date précise, Basses-Alpes. Musée d'Hyères. (SAINT-GIRONS 1968.)
1 1894, sans localité précise, Basses-Alpes. Musée d'Hyères. (LAVAUDEN 1930.)
1 sans date ni provenance, Basses-Alpes. Musée d'Hyères. (SAINT-GIRONS 1968.)
1 subad., 1884, au-dessus de Saint-Martin-de-Vésubie. Musée de Cannes. (LAVAUDEN 1930.)
1 1822, Bois de Saint-Pierre-Eynac, Haute-Loire. Peau montée, Musée de Puy-en-Velay. (SAINT-GIRONS 1968.)
2 sans provenance, ni date. Montés, Musée de Valence. (SAINT-GIRONS 1968.)
1 1875, Mont Lozère, près de Génolhac, Lozère. Monté, Musée de Nîmes. (LAVAUDEN 1930.)
1 octobre 1856, près d'Aix-en-Provence. Peau montée, Musée d'Aix. (LAVAUDEN 1930.)
1 sans date, « Pyrénées ». Peau montée, Musée de Bordeaux. (LAVAUDEN 1930.)
1 sans date, probablement des Alpes Maritimes. Monté, Museo Civico, Gênes, Italie. (TOSCHI 1968.)
1 crâne trouvé au fond du gouffre du col d'Aran, entre les vallées d'Ossau et d'Aspe, Hautes-Pyrénées. Muséum de Paris. (DE BEAUFORT 1965.)
1 sans date, ni provenance. Peau étiquetée « France ». Musée d'Histoire naturelle Glaris, Suisse. (HENNY, *in litt.*)

AU TOTAL:

18 peaux ou spécimens montés.
4 crânes.

LYNX D'ITALIE CONSERVÉS

1 ♀ ad., 1.11.1909, au-dessus de Valdieri, prov. de Cuneo. Monté, Musée de Bologne. (Ghidini 1912; Toschi 1968.)
1 ♀ ad., juillet 1872, vallée d'Aoste, tué par Vittorio Emmanuele II. Peau montée et crâne, Musée de Florence, n° C 445. (Ghigi 1911; Toschi 1968.)
1 ♀ ad. 10.3.1824, Ponte San Martino, prov. d'Ivrea. Monté avec crâne, Musée de Florence, n° C 438. (Ghigi 1911; Toschi 1968.)
1 ♂ juv. 1.1.1881, Entraque, prov. de Cuneo. Peau montée et crâne, Musée de Florence, n° C 555. (Toschi 1968.)
1 sans date, vallée d'Aoste. Monté, Musée de Pise. (Lafranchi *in* Toschi 1968.)
1 ♂ ad. sans date, Alpes occidentales. Musée d'Histoire naturelle, Rome, n° 265.
1 ♀ ad. sans date, Alpes occidentales. Musée d'Histoire naturelle, Rome, n° 246.
1 ♀ ad. sans date, Alpes occidentales. Musée d'Histoire naturelle, Rome, n° 247. Ces trois spécimens, datant de la fin du siècle dernier et du début du XX^e siècle, ont été offerts par Vittorio Emmanuele III. (Toschi 1968.)
1 ♂ ad., 1885, Millaneres, prov. de Suza. Monté, Musée d'Histoire naturelle de Turin, n° 1254. (Toschi 1968.)
1, février 1818, environs de Pragelato, Turin. Monté, Musée de Turin, n° 310. (Toschi 1968.)
1 fin du XIX^e siècle, Alpes piémontaises. Monté, Musée de Turin, n° 1032. (Toschi 1968.)
1 sans date, Alpes du Piémont. Monté, Musée de Turin, n° 308. (Toschi 1968.) L'existence de quelques spécimens, actuellement détruits en raison de leur mauvais état, est consignée dans l'inventaire du Musée de Turin. (Toschi 1968.)
1 sans date, Valdieri, prov. de Cuneo. Tué par le roi Vittorio Emmanuele II. Crâne seul, Musée de Vérone. (Toschi 1968.)
1 sans provenance. Monté, Musée de Venise. (Toschi 1968.)
2 sans provenance. Montés, Museo Tridentino di Scienze naturale, Trente. (Toschi 1968.)

Au total:

15 peaux ou spécimens montés
4 crânes.

RÉSUMÉ DU MATÉRIEL CONSERVÉ

Le matériel du lynx des Alpes conservé dans les Musées se compose de:

Peaux:	de Suisse	24
	de France	18
	d'Italie	15
	Total	57
Crânes:	de Suisse	8
	de France	5
	d'Italie	4
	sans provenance	3
	Total	20
Squelette:	de Suisse	1

N.B. Il ne s'agit ici que du matériel connu. Il existe vraisemblablement un certain nombre de spécimens naturalisés et de crânes dans des collections privées, ou dans de petits musées provinciaux. Il est également possible que quelques spécimens consignés dans les listes qui précèdent aient été perdus depuis le recensement.

DESTRUCTION DE SPÉCIMENS CONSERVÉS

Le zoologiste enquêtant sur la faune des Alpes constate avec regret la disparition progressive des spécimens naturalisés. Si l'on comprend aisément les outrages de toute sorte subis par ces dépouilles, parfois séculaires, il est en revanche navrant de devoir constater avec quelle insouciance certains responsables de collections d'histoire naturelle éliminent purement et simplement des spécimens anciens — témoins irremplaçables — sous le prétexte de leur aspect peu engageant, ou de leur mauvais état de conservation. Après son extinction dans les Alpes, le lynx disparaît peu à peu de nos musées. Au Muséum de Genève, trois peaux (814/57, 870/78 et 296/79) ont été détruites dans la première moitié de ce siècle; mais le matériel ostéologique correspondant aux deux premiers numéros subsiste heureusement encore. BAUMANN (1949) cite quatre spécimens montés conservés au Musée d'Histoire naturelle de Berne, alors que SÄGESSER *(in. litt.)* me communiquait que seuls deux individus (dont un exposé dans la galerie publique) subsistaient en 1968. En France, le Musée de Perpignan possédait le seul lynx connu des Pyrénées, tué en 1841, à Salvanère. Cette pièce unique a été détruite vers 1900 (LAVAUDEN 1930). TOSCHI (1966) écrit avoir examiné trois lynx naturalisés au

Musée de Trente, Italie, mais en 1968 TOMASI n'en mentionne plus que deux (TOSCHI 1968). J'ignore le sort de plusieurs lynx conservés dans les musées provinciaux français (Aix, Annecy, Cannes, Bordeaux) et italiens (Domodossola).

Je souhaiterais, dès à présent, voir les conservateurs vouer une attention particulière à la parfaite conservation de ce précieux matériel. En cas de nécessité, l'assistance technique d'institutions expérimentées doit être sollicitée.

ICONOGRAPHIE

L'iconographie relative au lynx des Alpes est très pauvre. Les quelques documents (gravures et photos) que j'ai pu réunir, concordent avec les descriptions des auteurs, en ce qui concerne l'aspect de cet animal. Je n'ai en effet, trouvé aucune représentation d'un lynx moucheté ou tacheté sur le dos. Il semble bien que le lynx des Alpes, éteint à l'heure actuelle, ait constitué une « race » nettement définie et fixée, tant par sa coloration, que par le dessin de son pelage.

Liste des documents iconographiques:

MEISNER (1820)	Gravure du frontispice, représentant un lynx guettant une harde de bouquetins.
SCHINZ (1822)	Planche hors texte gravée, montrant le lynx tué le 5.2.1813 près de Morschach, Schwyz. Ce spécimen naturalisé est conservé au Musée de l'Université de Zurich.
TSCHUDI (1853)	Planche gravée hors-texte représentant deux lynx.
GHIDINI (1912)	Photographie d'un lynx ♀ ad. tué le 1.11.1909, au-dessus de Valdieri, prov. de Cuneo, Italie (cadavre).
LAVAUDEN (1930)	Planche 1. Photo d'un lynx tué le 11.2.1858, à Saint-Michel-les-Portes, Isère, France. Spécimen conservé au Musée de Grenoble. Planche 6 *a)*. Photo du lynx tué en mai 1892, dans le bois du Risoul, près de Guillestre, Hautes-Alpes, France (cadavre). Planche 6 *b)*. Photo du lynx publiée antérieurement par GHIDINI (1912).
BAUMANN (1949)	Photographie du spécimen pris au piège en 1804, au lieu-dit « Im Boden », sur la route du Grimsel (fig. 323, p. 291). Le spécimen monté est conservé au Musée d'Histoire naturelle de Berne.
HEDIGER (1952)	Planche 34. Photo du lynx tué en 1830 dans les Grisons, et conservé au Musée d'Histoire naturelle de Bâle.

Planche 35. Photo du spécimen abattu en 1872, en Engadine, Grisons, et conservé au Musée Rhétique, à Coire.
Planche 34 *b)*. Reproduction de la planche gravée publiée par SCHINZ (1822).

TOSCHI (1966) Photo du lynx tué en 1909, à Valdieri (GHIDINI, 1912; LAVAUDEN, 1930), montrant le spécimen naturalisé, conservé au Musée de l'Université de Bologne (fig. 287, p. 384).

RÉSUMÉ

Une revue de la littérature a permis à l'auteur de retracer l'histoire du lynx dans les différents cantons. Sa raréfaction et son extinction en Suisse, en France et en Italie, sont étudiées. Un inventaire des spécimens conservés dans les musées suisses a été établi sur la base d'une enquête effectuée en 1968. Les lynx conservés en France et en Italie sont recensés. Le lynx des Alpes est décrit et certains aspects de son écologie sont passés en revue. La réintroduction de ce Félidé dans les Alpes est discutée.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Geschichte des Luchses in der Schweiz wird auf Grund eines eingehenden Studiums der Literatur geschildert. Abnahme und Aussterben des Luchses in der Schweiz, in Frankreich und Italien werden verfolgt. Ein Inventar des in den Schweizer Museen vorhandenen Luchsmaterials wurde auf Grund einer, im Januar 1968 erfolgten, Nachfrage zusammengestellt. Die in Frankreich und Italien konservierten Luchse werden aufgezählt. Der Alpenluchs wird beschrieben. Es folgen einige Hinweise über seine Oekologie. Die eventuelle Wiedereinführung des Luchses im Alpenraum wird besprochen.

SUMMARY

A thorough review of the literature has enabled the author to retrace the history of the Lynx in the Swiss cantons. Its rarefaction and its extinction in Switzerland, in France and in Italy is reported. An inventory of the specimens preserved in the Swiss museums is established, as well as a census of the preserved Lynxes in France and in Italy. The Lynx of the western Alps is described here; various points of its ecology are reviewed and its planned reintroduction is discussed.

BIBLIOGRAPHIE

ALPINUS, 1873. *Chasse alpestre en Dauphiné*. Dardelet, Grenoble.

ANONYME. 1887. *Lynx et chasseurs*. Diana 5: 90-91.

— 1899. *Die Legende vom baumenden Luchs*. Diana 17: 142.

— 1948. *Forêts, Chasse et Pêche*. Le Pays de Neuchâtel; Centenaire de la République, Services de l'Etat, 150 pp.

BALAR, J. v. 1806. *Topographische Beschreibung der Landschaft Davos*. Der neue Sammler, Chur 2: 1-68.

BAUMANN, F. 1905. *Die freilebenden Saügetiere der Schweiz*. H. Huber, Berne, 492 pp.

BAZZETTA, G. 1905. *I mammiferi ossolani*. Ann. Acad. di Agric. Torino 48: 1-36.

BEAUFORT, F. DE. 1965. *Lynx des Pyrénées Felis (L.) lynx lynx (L.)*. Mammalia 29: 598-601.

BOUVIER, A. 1891. *Mammifères de France*. Paris.

BRIDEL, Ph. 1820. *Essai statistique sur le canton du Valais*. Orell-Füssli, Zurich, 364 pp.

BRONNER, Xav. 1844, *Der Kanton Aargau*. Gemälde der Schweiz. Huber & C^ie, Saint-Gall, 2 vol. 523 et 420 pp.

BRUGGER, Prof. 1874. *Naturgeschichtliche Beiträge zur Kenntnis der Umgebung von Chur*. Chur, 162 pp.

BRUHIN, P. Th. 1868. *Die Wirbelthiere Vorarlbergs*. Verh. zool.-bot. Gesell. Wien 18: 223-262.

BRUNIES, S. 1920. *Der Schweizer Nationalpark*. 4. Aufl. B. Schwabe & Co., Basel, 320 pp.

BURCKHARDT, L. A. 1841. *Der Kanton Basel*. Gem. der Schweiz. Huber & C^ie, Saint-Gall, 300 pp.

BURCKHARDT, D. 1959. *Der Luchs wieder in der Schweiz*? Protection de la Nature, Bâle 25: 41-48.

BUREAU, L. 1898. *Sur les Mammifères et les Oiseaux en voie de disparition de la faune française*. Bull. Soc. zool. de France 23: 22-65.

BURG, O. v. 1909. *Die Saügetiere des Engadins, Puschlavs, Bergells u. Münstertales*. Der Weidmann, Olten (1909): 1-6.

BUSINGER, A. 1836. *Der Kanton Unterwalden*. Gemälde der Schweiz. H. Huber & C^ie, Saint-Gall, 199 pp.

CONDÉ, B. et P. SCHAUENBERG. 1965. *Les lynx imaginaires de Haute-Saône*. Mammalia 29: 623-625.

CORNALIA, E. 1870. *Fauna d'Italia : Catalogo descritivo dei Mammiferi osservati fino adora in Italia*. F. Vallardi, Milano, 79 pp.

DAVID-MARTIN, M. 1894. *Sans titre*. Bull. Soc. Etudes des Hautes-Alpes (1894): 104.

DEVANTOY, J. 1951. *Les mammifères disparus de la Trouée de Belfort durant l'Epoque historique*. Bull. Soc. Belfortaine d'Emulation, Belfort, n° 57, 1950-51: 123-139.

DOTTRENS, E. 1958. *Faune et Réserves naturelles*, in *Genève, Le pays et les Hommes*. Soc. de Géographie de Genève, 127-139.

DUBOIS, A. et H. G. STEHELIN. 1932. *La Grotte de Cotencher, station moustérienne*. Première partie. Mém. Soc. Paléontol. suisse 52: 1-178.

EYNARD, E. 1889. *Aperçu historique de la chasse: Espèces qui disparaissent graduellement*. Diana 7: 75.

FARQUET, Ph. 1947. *Le versant rhodanien du Mont-de-Chemin*. Bull. Murithienne, Sion 64: 90-102.

FATIO, V. 1869. *Faune des Vertébrés de la Suisse.* Tome 1, Histoire naturelle des Mammifères. Georg, Genève, 410 pp.

FEUSTEL, H. & G. SCHEER. 1963. *Ausgestorbenes und bedrohtes deutsches Wild.* Instit. f. Naturschutz, Darmstadt, 74 pp.

FISCHER-SIGWART, H. 1892. *Das Gebirge, ein Rückzugsgebiet für die Thierwelt.* H. R. Sauerländer, Aarau, 84 pp.

FRANSCINI, S. 1835. *Der Kanton Tessin.* Gemälde der Schweiz. Huber & C^ie, Saint-Gall, 436 pp.

GALLI-VALERIO, B. 1890. *Materiali per la fauna dei Vertebrati valtelinesi.* E. Quadro, Sondrio, 179 pp.

— 1927. *Notes sur la distribution géographique des Vertébrés dans les Alpes valaisannes.* Bull. Murithienne, Sion 44: 94-123.

GÉRARD, C. 1871. *Essai sur la faune historique des mammifères de l'Alsace.* E. Barth, Colmar, 421 pp.

GHIDINI, A. 1909. *Wildkatzen und Luchse.* Diana 27: 69.

— 1912. *La Lince alpina.* Diana 30: 91.

GHIGI, A. 1911. *Ricerche faunistiche e sistematiche sui Mammiferi d'Italia, che formano oggetto di caccia.* Riv. di Sc. nat. « Natura », Pavia 2: 1-57.

GIACOMELLI, P. 1900. *Mammalofauna Tridentina.* Tridentum, Trento 3 (10): 455-466.

GOURDON, M. 1910. *Note sur une série de crânes de Mammifères des Pyrénées.* Bull. Soc. Hist. nat. de l'Ouest. 2^e série 8: 65-73.

HABER, A. et G. MATUSZEWSKI. 1968. *The lynx population in Poland.* Acta Sc. nat. Brno 2 (5/6): 53-56.

HAINARD, R. 1962. *Les mammifères d'Europe.* 2 vol., 2^e éd., Delachaux & Niestlé, Neuchâtel.

HEDIGER, H. 1952. *Jagdzoologie auch für Nichtjäger.* F. Rheinardt, Basel, 212 pp.

HEER, O. et J. J. BLUMER. 1846. *Der Kanton Glarus.* Gemälde der Schweiz. Huber & C^ie, Saint-Gall, 665 pp.

HELBING, H. 1935. *Zur Feststellung der maximalen Grösse von Felis silvestris Brisson.* Eclog. geolog. Helvetiae 28: 577-578.

HELL, P. 1968. *Population density of the Lynx in the Czechoslovakian Carpathians.* Acta Sc. nat. Brno, 2 (5/6): 57-64.

HESCHELER, C. 1907. *Die Tierreste im Kesslerloch bei Thaingen.* N. Mém. Soc. helv. Sc. nat. 43: 61-154.

HESCHELER, K. 1920. *Beiträge zur Kenntnis der Pfahlbauten des Neolithikums (Die Fauna der Pfahlbauten im Wauwilersee).* Vierteljahrsschr. naturf. Gesell. Zurich 65: 248-322.

HESCHELER, K. et J. RÜEGER. 1939. *Die Wirbeltierreste aus dem neolithischen Pfahlbaudorf Egozwil 2 (Wauwilersee) nach den Grabungen von 1932 bis 1934.* Vierteljahrsschr. d. naturf. Gesell. Zurich 84: 307-330.

JAYET, A. 1943. *Le Paléolithique de la région de Genève.* Le Globe, Genève 82: 49-120.

KÖNIG, F. R. 1814. *Reise in den Alpen.* König, Bern, 150 pp.

KRATOCHVIL, J. 1968. *The lynx population in Yugoslavia.* Acta Sc. nat. Brno 2 (5/6): 71-74.

KUHN, E. 1935. *Die Fauna des Pfahlbaues Obermeilen am Zürichsee.* Vierteljahrsschr. d. naturf. Gesell. Zürich 80: 65-154.

LAFOND, E. J. 1923. *Le lynx en Europe occidentale.* Diana 41 (3): 20-22.

LAVAUDEN, L. 1930. *Essai sur l'Histoire naturelle du Lynx.* Allier & Fils, Grenoble, 108 pp.

LEHMANN, E. VON. 1963. *Die Saügetiere des Fürstentums Liechtenstein.* Jahrbuch d. Hist. Vereins f. das Fürstentum Liechtenstein 62: 159-362.

LUNEL, G. 1861. *Catalogue descriptif du Musée zoologique des Alpes fondé à Genève dans la Maison Santoux*. P. A. Bonnant, Genève, 103 pp.

LUSSER, K. F. 1834. *Der Kanton Uri*. Gemälde der Schweiz. H. Huber & C^ie^, Saint-Gall, 127 pp.

MAGNÉ DE MAROLLES, M. 1788. *La Chasse au fusil*. Barrois, Paris.

MARIÉTAN, I. 1939. *Notes sur les vertébrés du Valais*. Bull. Murithienne, Sion 56: 69-80.

— 1945. *Les montagnards du Val d'Illiez et la nature*. Bull. Murithienne, Sion 62: 10-46.

— 1946. *Les fauves du Valais en 1946*. Bull. Murithienne, Sion 63: 102-120.

MEISNER, X. 1820. *Historia naturalis Helvetiae*. Burgdorfer, Berne.

MEYER VON KNONAU, G. 1835. *Der Kanton Schwyz*. Gemälde der Schweiz. H. Huber & C^ie^, Saint-Gall, 335 pp.

— 1844. *Der Kanton Zürich*. Gemälde der Schweiz. H. Huber & C^ie^, Saint-Gall, 2 vol., 375 et 567 pp.

MILLER, G. S. 1912. *Catalogue of the Mammals of Western Europe*. British Museum (Natural History), London, 1019 pp.

MORTILLET, G. 1854. *Catalogue des Mammifères de Genève et des environs*. Bull. Inst. nat. genevois, Genève 1: 109-116.

MUSY, M. 1897. *Fribourg*. Diana 15: 57.

NARBEL, P. 1901. *Contribution à l'étude de la Faune des Mammifères du Canton de Vaud*. Bull. Soc. vaud. Sc. nat., Lausanne 37: 99-125.

NOVIKOV, G. A. 1968. *Contemporaneous distribution of the lynx in the Western Part of the USSR*. Acta Sc. nat. Brno, 2 (5/6): 35-48.

NUESCH, J. 1896. *Das Schweizerbild, eine Niederlassung aus palaeolithischer und neolithischer Zeit*. N. Denkschr. naturforsch. Gesell. Zurich 35: 1-368.

OGÉRIEN, le FRÈRE, 1863. *Histoire naturelle du Jura. Tome III, Zoologie vivante*. Paris, 570 pp.

PAVESI, P. 1904. *Esquisse d'une Faune valdôtaine*. Tipografia degli Operai, Milano, 72 pp.

PFYFFER, K. 1858. *Der Kanton Luzern*. Gemälde der Schweiz. H. Huber & C^ie^, Saint-Gall, 2 vol., 411 et 384 pp.

PITTARD, E. 1896. *Sur la distribution géographique des Mammifères en Suisse*. Le Globe, Genève 35: 131-145.

— 1897. *Note sur les Vertébrés du Mont-Salève*. Le Globe, Genève 36: 127-148.

PITTIER, H. et M. F. WARD. 1886. *Contributions à l'Histoire naturelle du Pays d'En-Haut*. II: Vertébrés. Bull. Soc. vaud. Sc. nat., Lausanne 21: 111-122.

PLESSIS, G. du, et J. COMBE. 1869. *Faune des Vertébrés du District d'Orbe*. Bull. Soc. vaud. Sc. nat., Lausanne 10: 43-50.

PONCY, R. 1917. *Au bon vieux temps*. Diana 35: 88-89.

RAZOUMOWSKY, G. 1789. *Histoire naturelle du Jorat et de ses environs*. Maurer, Lausanne. Tome 1^er^, 322 pp.

RÉROLLE, L. 1898. *Recherches sur l'histoire, la répartition, la diminution des Mammifères et des Oiseaux des Alpes françaises*. Maisonville, Grenoble, 44 pp.

RÖDER, G. et P. C. VON TSCHARNER. 1838. *Der Kanton Graubünden*. Gemälde der Schweiz. Huber & C^ie^, Saint-Gall, 381 pp.

RÜSCH, G. 1835. *Der Kanton Appenzell*. Gemälde der Schweiz. Huber & C^ie^, Saint-Gall, 249 pp.

RÜTIMEYER, L. 1862. *Die Fauna der Pfahlbauten der Schweiz*. Nouv. Mém. Soc. helvétique Sc. nat., Zurich 19: 1-248.

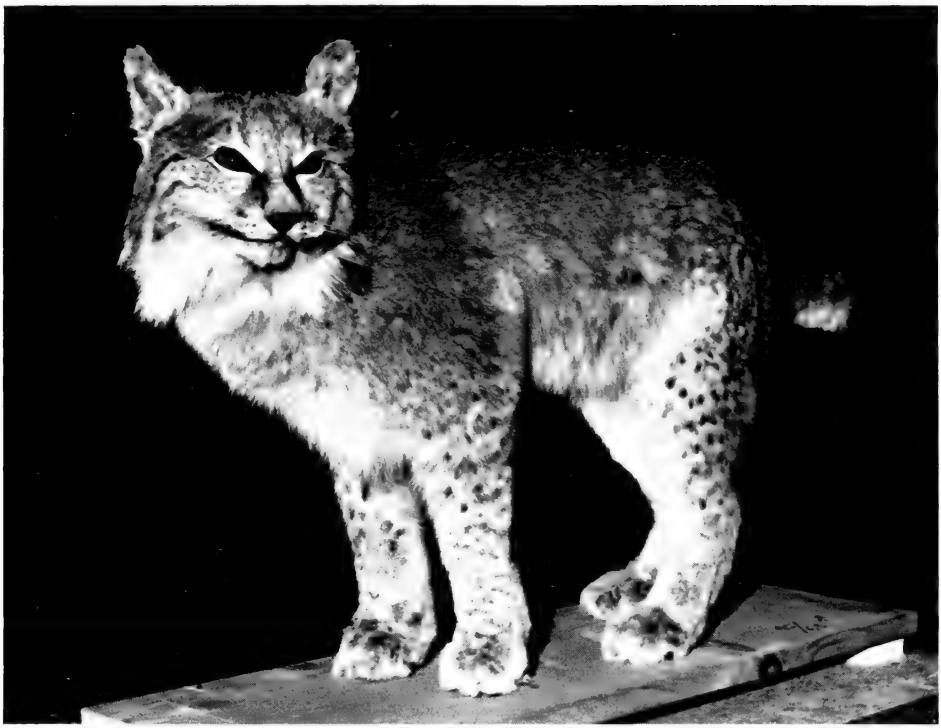


FIG. 2.

Lynx ♂ adulte, janvier 1827, près d'Annecy, Haute-Savoie, France.
Muséum de Genève, n° 95/65.

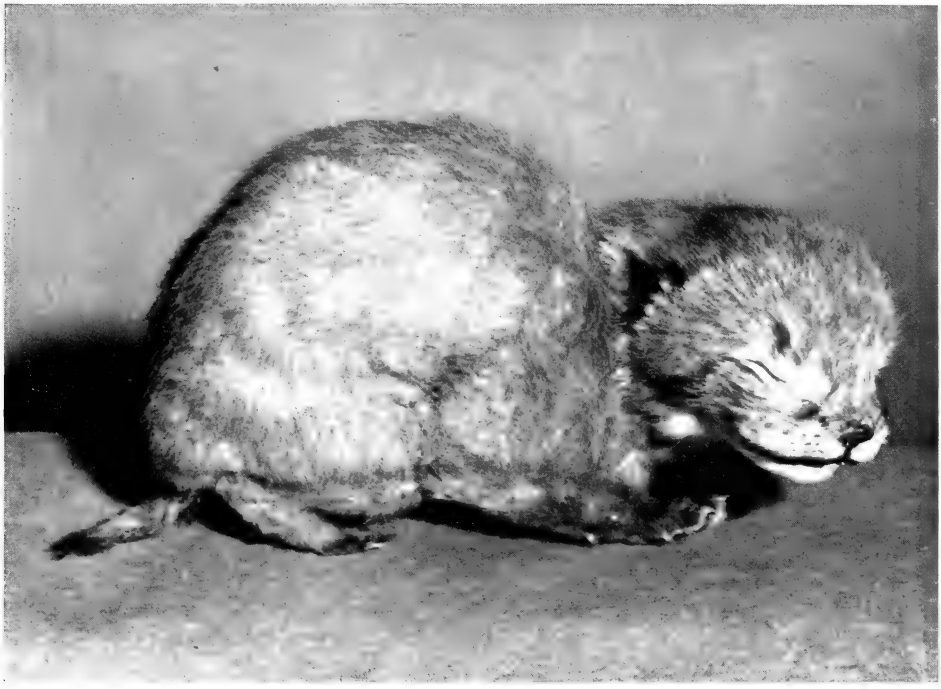


FIG. 3.

Lynx juv., avant 1869, près de Brigue, Valais, Suisse.
Don V. Fatio. Muséum de Genève, n° 814/58.

(Photos P. Schauenberg.)

SAINT-GIRONS, M. C. 1968. *Rapport sur la disparition du lynx en France.* Acta Sc. nat. Brno 2 (4): 15-16.

SALVAT, P. 1925. *L'ours et le lynx.* Congrès int. Prot. nat., Paris 1923: 39-97.

SCHINZ, H. R. 1822. *Der Luchs.* Neujahrsheft d. naturforsch. Gesellsch. Zurich, n° 24: 1-10.

— 1837. *Fauna Helvetica.* N. Denkschr. d. allg. nat. Gesellsch. Zürich, 531 pp.

SCHINZ, H. 1842. *Der Kanton Zürich.* Gemälde der Schweiz. Huber & C^ie, Saint-Gall, 401 pp.

SERAND, J. 1915. *Statistique.* La Revue savoisienne, Annecy 56: 53-54.

STEHLIN, H. G. 1918. *Paläontologischer Teil*, in F. SARRASIN: *Die steinzeitlichen Stationen des Birstales zwischen Basel und Delsberg.* N. Denkschr. Schweiz. naturf. Ges. 59: 77-290.

STEINMÜLLER, J. R. 1821. *Anmerkungen und Zusätze zu J. J. Römers und H. R. Schinzens Naturgeschichte der in der Schweiz einheimischen Saügethiere.* Neue Alpina, Winterthur 1: 348-413.

STUDER, Th. 1883. *Die Thierreste in den Pfahlbauten des Bielersees*, Mitt. naturforsch. Gesellsch., Bern (1883): 17-115.

THUNNER, J. J. 1809. *Kurze geographische und statistische Darstellung des Kantons Glarus.* Helvetischer Almanach, 1809. Orell-Füssli, Zürich, 207 pp.

TOSCHI, A. 1966. *Mammalia.* Fauna d'Italia, Calderini, Bologna.

— 1968. *Rapport sur la disparition du lynx en Italie.* Acta Sc. nat. Brno 2 (4): 17-23.

TSCHUDI, F. VON. 1853. *Das Thierleben der Alpenwelt.* Leipzig, 590 pp.

— 1890. *Dito.* 11^e édition. J. J. Weber, Leipzig.

VASILIU, G. D. et P. DECEI. 1964. *Über den Luchs (Lynx lynx) der rumänischen Karpathen.* Saügetierkundl. Mitt. München 12: 155-183.

VUILLEMIN, L. 1847. *Der Kanton Waadt.* Gemälde der Schweiz. Huber & C^ie, Saint-Gall, 347 pp.

WAGNER, J. J. 1680. *Historia naturalis Helvetiae curiosa...* J. J. Heur, Zurich.

WEIGEL, I. 1961. *Das Fellmuster der wildlebenden Katzenarten und der Hauskatze in vergleichender und stammesgeschichtlicher Hinsicht.* Saügetierk. Mitt., München, 9, Sonderheft: 1-120.

WERNER, F. K. 1953. *Beiträge zur Freilandbiologie des Südosteuropäischen Luchses Lynx l. lynx.* Saügetierk. Mitt., München 1: 104-110.

PUBLICATIONS

DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & C^ie^, libraires à Genève

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc.	1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.—
	2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	12.—
	3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	42.—
	4.	ISOPODES par J. CARL	8.—
	5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	5.50
	6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	18.—
	7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	18.—
	8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	18.—
	9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	11.—
	10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	3.50
	11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	38.—
	12.	DÉCAPODES par J. CARL	11.—
	13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	11.—
	14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	18.—
	15.	AMPHIPODES par J. CARL	12.—
	16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	17.50
	17.	CESTODES par O. FUHRMANN	30.—
	18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	68.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. de SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte — Fr. 6.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK

APPARTENANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1^re^ partie — FOSSILES — 1 vol. 4° avec 117 planches — Fr. 300.—

COLLEMBOLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen — Fr. 24.—

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 76 — FASCICULE 1

		Pages
N° 1.	M. Beier. Ein wahrscheinlich troglobionter *Pseudochthonius* (Pseudoscorp.) aus Brasilien. (Mit 1 Textabbildung) . . .	1-2
N° 2.	Georges Dubois. Notes Helminthologiques II: *Diplostomatidae* Poirier et *Cyathocotylidae* Poche (Trematoda). (Avec 11 figures dans le texte)	3-22
N° 3.	Jürg Fischer. Zur Fortpflanzungsbiologie von Chironomus nuditarsis Str. (Mit 17 Textabbildungen)	23-56
N° 4.	G. Pilleri. On the Behaviour of the Amazon Dolphin, *Inia geoffrensis* in Beni (Bolivia). (With 34 figures)	57-92
N° 5.	Dietrich Meyer. Der Einfluss von Licht und Temperaturschwankungen auf Verhalten und Fekundität des Lärchenwicklers *Zeiraphera diniana* (Gn.) (Lepidoptera: Tortricidae). (Mit 23 Abbildungen und 10 Tabellen)	93-142
N° 6.	Hermann Gisin et Maria Manuela da Gama. Espèces nouvelles de *Pseudosinella* cavernicoles (Insecta: Collembola). (Avec 31 figures dans le texte)	143-182
N° 7.	B. Condé et P. Schauenberg. Reproduction du Chat forestier d'Europe (*Felis silvestris* Schreber) en captivité. (Avec 7 figures)	183-210
N° 8.	Paul Schauenberg. Contribution à l'étude du Tapir pinchaque *Tapirus pinchaque* Roulin 1829. (Avec 17 figures) . . .	211-256
N° 9.	Paul Schauenberg. Le lynx *Lynx lynx* (L.) en Suisse et dans les pays voisins. (Avec 3 figures)	257-288

IMPRIMÉ EN SUISSE

Tome 76 Fascicule 2 1969

REVUE SUISSE
DE
ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

DE GENÈVE

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
JUIN 1969

LIBRARY
OF THE
AMERICAN MUSEUM

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 76 — FASCICULE 2

Rédaction

EMILE DOTTRENS

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

VILLY AELLEN

Sous-directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

EUGÈNE BINDER

Conservateur principal au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Administration

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1211 GENÈVE 6

PRIX DE L'ABONNEMENT:

SUISSE Fr. 105.— UNION POSTALE Fr. 110.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées

à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*,

Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Deux espèces nouvelles de *Pseudosinella* cavernicoles (Insecta: Collembola)

par

Hermann GISIN et Maria Manuela da GAMA
Muséum d'Histoire naturelle de Genève
et
Musée Zoologique de l'Université de Coimbra

Avec 4 figures dans le texte

Les deux espèces décrites ci-dessous, qui ont été étudiées par M. Gisin, sont des représentants de lignées généalogiques distinctes: *Pseudosinella efficiens* n. sp. appartient à la lignée dont l'espèce-mère doit être *Lepidocyrtus pallidus* REUTER emend. GISIN, 1965 (p présent sur l'abd.II, r rudimentaire sur la base du labium); l'ancêtre de la lignée de *Pseudosinella insubrica* n.sp. est probablement *Lepidocyrtus pseudosinelloides* GISIN, 1967 (p absent, R cilié) (voir GISIN 1967: 7 et 20).

Pseudosinella efficiens n.sp.

Figs. 1 et 2

Taxonomie et évolution :

Ps. efficiens n.sp. semble être l'espèce la plus proche de *Ps. decipiens* qu'on connaît actuellement.

Mais, en réalité, le problème fondamental est celui de savoir ce que DENIS a appelé *decipiens*. D'après la description originale (DENIS 1924c: 573-574), « *Ps. decipiens* est caractérisée par ses dents paires de la crête interne de la griffe qui naissent très nettement à des niveaux différents, l'apex de l'antérieure dépassant toujours celui de la postérieure ».

Notre espèce présente ces particularités, et la dent proximale postérieure de la griffe y est plus développée que l'antérieure, celle-ci étant plus grande que la dent impaire (fig. 2). Par contre, chez quelques spécimens provenant d'une grotte du département d'Hérault, un des départements d'où *Ps. decipiens* a été décrite, et chez d'autres exemplaires de plusieurs autres provenances, la dent proximale postérieure est également plus grande que l'antérieure, mais celle-ci a la même

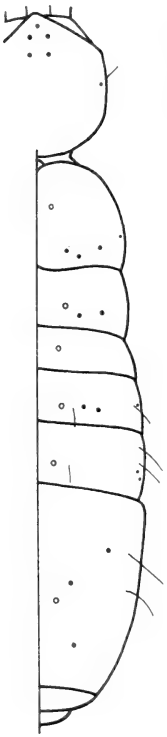


FIG. 1.
Pseudosinella efficiens n.sp. Répartition des macrochètes, des trichobothries et des pseudopores dorsaux. Le macrochète entouré d'un cercle existe seulement chez deux spécimens.

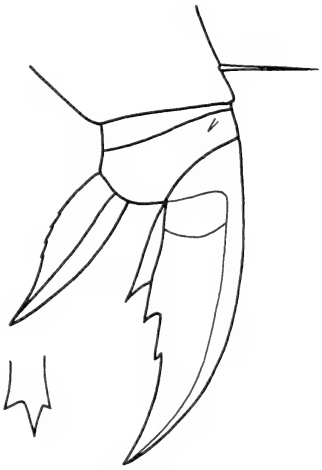


FIG. 2.
Pseudosinella efficiens n.sp.
Griffe III, face antérieure.

taille de la dent impaire. En corrélation avec ce caractère, on observe la chétotaxie dorsale suivante: R111/42/0201+2, tandis que chez nos spécimens de *Ps.efficiens* n.sp., la chétotaxie céphalique ne comprend pas les macrochètes S, ni les macrochètes T, correspondant à la formule R001, et le th.II possède généralement 3 macrochètes (fig. 1).

Malheureusement les types de *Ps.decipiens* n'existent plus dans la collection de M. Denis, d'après ce que M^me^ Hutasse a eu l'obligeance de nous communiquer. On ne pourra donc résoudre vraiment ce problème que si l'on trouve des topotypes du vrai *decipiens*.

Ps.efficiens n.sp. est très voisine de *Ps.virei* ABSOLON, 1901, dont elle doit représenter un ancêtre plus ou moins direct. Ces deux espèces partagent une

chétotaxie dorsale identique et ne se distinguent que par quelques détails adaptatifs de la griffe: chez *virei*, la dent impaire est plus proximale que chez la nouvelle espèce, située à environ 45% de la crête interne, et la dent proximale postérieure est beaucoup plus développée que chez *Ps.efficiens* n. sp. (voir fig. 6, GISIN et GAMA 1969: 150, et fig. 2).

Description :

Taille: 1,6-2 mm. Pigment et yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 1,7-2. L'organe antennaire III est pourvu de deux sensilles cylindriques. Articles antennaires sans écailles. Macrochètes dorsaux: R001/3(?4)2/0201 + 2, dont la disposition est indiquée sur la fig. 1. Chez les spécimens des stations Kg 35 et Kg 38, on observe 4 macrochètes, au lieu de 3, de chaque côté du mésothorax; mais le petit nombre d'individus examinés ne nous permet pas de connaître la norme spécifique exacte en ce qui concerne le nombre de macrochètes dorsaux de ce tergite. Chétotaxie de l'abd.II:pABq. Le macrochète A n'est guère plus petit que le macrochète B.Base du labium: $m_1m_2re1_1l_2$; les grands poils sont faiblement rugueux et r est rudimentaire. Soie accessoire s de l'abd.IV présente. Dent impaire de la griffe (fig. 2) située à environ 65% de la crête interne, et quelquefois on remarque l'ébauche d'une seconde dent impaire distale. La dent proximale postérieure est plus basale et plus développée que la dent proximale antérieure, celle-ci étant plus grande que la dent impaire. Le bord externe de l'empodium est finement denticulé à l'immersion (fig. 2). Ergot des tibiotarses plus ou moins nettement pointu. La dent apicale du mucron est un peu plus grande que l'anteapicale.

Stations :

Grotte de la Chèvre d'Or, Roquefort-Les-Pins, Alpes Maritimes, France, 1 exemplaire, leg. Aellen, 14-VIII-1961 (Kg114-station de l'holotype).

Idem, 2 exemplaires, leg.Aellen, 10-IX-1956 (Kg33).

Grotte des Fées, Hyères, Var, France, 1 exemplaire, leg.Aellen et Strinati, 6-III-1957 (Kg35).

Grotte des Espagnols, Cassis, Bouches-du-Rhone, France, 1 exemplaire, leg.Aellen, Roth et Strinati, 29-VII-1958 (Kg38).

Types :

L'holotype et deux paratypes, montés sur lames, sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Deux paratypes, en préparations, se trouvent au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

Pseudosinella insubrica n.sp.

Figs. 3 et 4.

Synonymie :

Pseudosinella vandeli alpina GISIN, 1960 ad partem.
? *Pseudosinella vandeli longicornis* DENIS, 1938 nec BONET, 1929.

Taxonomie :

M. Gisin (GISIN 1960a: 91) avait considéré que la sous-espèce *alpina* de *Ps.vandeli* DENIS, 1923 existait non seulement au Piémont, d'où elle a été décrite (GISIN 1950: 94-95), mais aussi en Italie du Nord, au Tessin et dans les Alpes centrales (Hölloch-Muotathal, Schwyz).

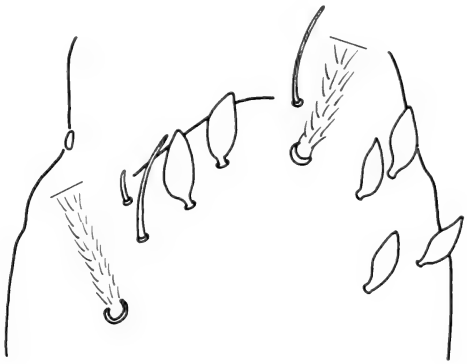


FIG. 3.
Pseudosinella insubrica n.sp. Organe antennaire III, face dorsoexterne, avec quatre sensilles supplémentaires et le pseudopore.

Plus tard (GISIN 1964: 670-671), après avoir découvert des nouveaux caractères taxonomiques, surtout chétotaxiques, il a séparé la forme des Alpes centrales comme une espèce autonome, *Ps.infernalis*. A ce moment-là, il envisageait déjà que la forme du Tessin devait représenter également une espèce autonome, et la confirmation de son hypothèse se trouve dans ses notes, dans lesquelles M. GISIN a encore considéré la forme du Piémont comme une espèce à part, *Ps.alpina*, sur laquelle nous reviendrons à une autre occasion.

La forme du Tessin et de l'Italie du Nord, *Ps.insubrica* n.sp., se distingue essentiellement des races de *Ps.vandeli* du Jura et des Préalpes (GISIN 1964: 663-670) par la plus grande longueur des antennes (1,65-1,8 chez *insubrica*, contre 1,5 chez ces races de *vandeli*), et par la présence de sensilles supplémentaires sur l'antenne III (fig. 3), qui n'existent pas chez *Ps.vandeli*.

La conformation générale de la griffe (fig. 4) et les caractères de la chétotaxie sont à peu près identiques à ceux de *Ps.vandeli.*

Il est très probable que *Ps.vandeli longicornis*, dont la localité-type se situe en Italie septentrionale (Buco della Bassetta, Nuvolento (Paitone), Brescia), s'identifie à *Ps.insubrica* n.sp., mais malheureusement les types de cette forme n'existent plus dans la collection de M. Denis.

Description :

Taille: 1,8-2,4 mm. Il y a des faibles traces de pigment sur la partie dorsale du corps et sur la partie proximale des appendices. Yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 1,65-1,8. Les deux sensilles de l'organe antennaire III sont en forme de flamme de bougie, et on observe toujours des sensilles supplémentaires dorsoexternes de forme semblable, dont le nombre est variable (2-7) (fig. 3). Vers l'apex de l'ant. II, il y a également 2-6 sensilles semblables. Antennes sans écailles. Macrochètes dorsaux: R001/00/0101+2. Le macrochète extérieur à la trichobothrie latérale de l'abd. II est très petit; et les macrochètes de l'abd. IV ont la disposition habituelle. Chétotaxie de l'abd. II: -aBq. Base du labium: M_1m_2 $Re1_1l_2$. M_1 et R sont ciliés, les autres poils sont lisses ou faiblement rugueux, et R mesure $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ de M. Soies accessoires de l'abd. IV sans soie s. Chacune des plaques dorsoapicales du manubrium est pourvue de 2 poils internes et de 6-8 poils externes par rapport aux 2 pseudopores. Griffe, voir fig. 4. La dent impaire est située à environ 33 — 35% de la crête interne, et les dents de la paire proximale sont relativement peu développées, présentant à peu près la même taille. Empodium échancré dans la moitié distale de son bord interne et possédant une dent externe très faible (fig. 4). Ergot tibiotarsal pointu ou très légèrement épaissi à son extrémité. La dent apicale du mucron n'est guère plus grande que l'anteapicale.

FIG. 4.
Pseudosinella insubrica n.sp.
Griffe III, face antérieure.

Matériel examiné :

Grottes de l'Italie du Nord:

Tomba del Pólacco, Val Imagna, Bergamo, 9 exemplaires, leg. Parisi, 14-II-1965 (Md26-station de l'holotype).

Tre Crocetta, Varese, 3 exemplaires, leg. Bernasconi, IX-1959 (Md8).

Grottes du canton du Tessin, Suisse:

Grotta del Mago, Rancate, 6 exemplaires, leg.Aellen, Roth et Strinati, 3-X-1956 (Hu20).

Idem, 3 exemplaires, leg.Aellen et Strinati, 27-III-1962 (Gz121).

Buco della Fonte, Meride, 5 exemplaires, leg. Bernasconi, XII-1958 (Gz27).

Bögia, Meride, 6 exemplaires, leg.Bernasconi, VII-1958 (Gz32).

Idem, 16 exemplaires, leg.Aellen et Strinati, 27-III-1962 (Gz122).

Idem, 8 exemplaires, leg.Aellen et Strinati, 8-VIII-1962 (Gz130).

Tana di Piai, Morbio Superiore, 3 exemplaires, X-1959, leg.Bernasconi (Gz36).

Grotta del Demanio, Morbio Superiore, 2 exemplaires, leg.Aellen, Roth et Strinati, 14-VIII-1960 (Gz78).

Grotta di Cabbio, Cabbio, 1 exemplaire, leg.Aellen, Roth et Strinati, 14-VIII-1960 (Gz79).

Pozzo della Cinta, Cabbio, 2 exemplaires, leg.Bernasconi, VII-1960 (Gz80).

Idem, 8 exemplaires, leg.Bernasconi, X-1960 (Gz103).

Types :

L'holotype, monté sur lame, et la plupart des paratypes, en préparations et en alcool, sont conservés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Les autres paratypes se trouvent au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

BIBLIOGRAPHIE PRINCIPALE

Bonet, F. 1929. *Colémbolos cavernícolas de España.* Eos 5: 5-32.

Denis, J. R. 1924a. *Sur la faune française des Aptérygotes (IV note).* Arch. Zool. exp. gén. 62:253-297.

— 1924b. *Sur la faune française des Aptérygotes. V. Note préliminaire.* Bull. Soc. entomol. France, 197-199.

— 1924c. *Sur la faune française des Aptérygotes (V note).* Bull. Soc. zool. France 49: 554-586.

— 1938a. *Collemboli di Caverne italiane. Nota preventiva.* Grotte Ital. s.2, 2: 1-6.

— 1938b. *Collemboles d'Italie principalement cavernicoles.* Boll. Soc. adriat. Sci. natur. Trieste 36: 95-165.

Gisin, H. 1950. *Quelques Collemboles cavernicoles d'Italie du Nord.* Boll. Soc. entomol. ital. 80: 93-95.

— 1960a. *Collembolenfauna Europas.* Genève, 312 S.

— 1960b. *Collemboles cavernicoles de la Suisse, du Jura français, de la Haute-Savoie et de la Bourgogne.* Rev. suisse. Zool. 67:81-99.

— 1964. *Collemboles d'Europe. VII.* Rev. suisse Zool. 71: 649-678.

GISIN, H. 1967. *Espèces nouvelles et lignées évolutives de Pseudosinella endogés.* Mem. Est. Mus. zool. Univ. Coimbra 301: 1-21.

GISIN, H. et M. M. DA GAMA, 1969. *Espèces nouvelles de Pseudosinella cavernicoles.* Rev. suisse Zool. 76: 143-181.

STRINATI, P. 1966. *Faune cavernicole de la Suisse.* Ann. Spéleol. 21: 5-268, 357-571 et Edit. C.N.R.S. 1 vol. 484 p.

Tome 76, nº 11 — Juin 1969

Untersuchung der Nervenwirkung bei *Antheraea pernyi* Guer. (Lep.)

unter besonderer Berücksichtigung der dorso-longitudinalen Flugmuskeln

von

Walter BASLER
aus Riehen

Mit 33 Abbildungen

INHALTSVERZEICHNIS

1. Einleitung 298

2. Material und Methode

A. Material 299
B. Operationstechnik 299
C. Sauerstoff-Behandlung 300
D. Beurteilung 300
E. Versuchsanordnung 301

3. Normalstruktur

A. Skelett 301
B. Muskulatur 303
C. Nerven 306
D. Fettkörper 307
E. Tracheen 307

4. Normalentwicklung der Muskeln 311

5. Struktur der denervierten Tiere

A. Skelett 317
B. Muskulatur 319
C. Nerven 326
D. Fettkörper 328
E. Tracheen 329

6. Entwicklung denervierter Muskeln
A. Denervation in der Diapause 331
B. Denervation während der Entwicklung
a. Untersuchung als Imago 339
b. Untersuchung während der Entwicklung 345
7. Diskussion 347
8. Zusammenfassung 348
9. Literatur 350
10. Abbildungen 354

1. EINLEITUNG

Die ersten Beobachtungen der Auswirkungen der Nervendurchtrennung bei Insekten stammen von Kopeč (1923). Wiederentdeckt wurden diese Beobachtungen durch Williams und Schneiderman (1952). Nach Ganglienektomie in der Puppe fehlen der Imago die Muskeln. Beide Autoren sind sich einig darüber, dass keine weiteren Organe von der Denervation direkt betroffen werden.

Kopeč beschreibt schon, dass die Muskulatur nur in normaler Ausbildung vorhanden sei, wenn alle Ganglien des Thorax intakt bleiben. Trotzdem lassen sich nach Heraustrennen aller drei Thoraxganglien Muskeln im Prothorax und Mesothorax finden. Dieses Phänomen konnte durch Nüesch (1954) geklärt werden. Die Nerven überschreiten die morphologisch festgelegten Segmentgrenzen sowohl cranial- als auch caudalwärts. Die Innervation der Muskeln erfolgt im Adultskelett nicht streng segmental.

Weiter lässt Kopeč die Frage offen, wie die denervierten Muskelanlagen der Puppe sich während der Entwicklung verändern. Bei Wirbeltieren entwickeln sich die Muskeln auch ohne Innervation und degenerieren erst anschliessend. Die Beschreibung der Vorgänge im denervierten Muskel sind nun ein Hauptbestandteil dieser Arbeit. Ausserdem sollten diese Untersuchungen weitere Beiträge liefern zum Verständnis jenes trophischen Einflusses der Nerven auf die Muskelentwicklung, über dessen Natur wir erst seit den Untersuchungen von Nüesch (1957) und Finlayson (1960) besser orientiert sind. Auch diese Arbeit entstand auf die Anregung von Prof. Dr. H. Nüesch.

Für die wertvollen Ratschläge bei der Fragestellung und das dauernde Interesse bei der Lösung technischer Arbeitsprobleme möchte ich an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer herzlich danken.

2. MATERIAL UND METHODE

A. Material

Die Tiere wurden zum Teil selbst gezüchtet oder im Handel zugekauft. Der Vorteil von *Antheraea pernyi*, dem chinesischen Nachtpfauenauge, gegenüber *Antheraea polyphemus*, einer verwandten nordamerikanischen Art, besteht in der leichten Züchtbarkeit.

Wurden die Tiere bei einer Belichtungsdauer von 6—16 Stunden pro Tag aufgezogen, so folgt auf die Verpuppung eine Diapause (nach Tanaka 1950, zit. nach Lees 1955).

Nach Einstellen unterkühlter Tiere in den Wärmeschrank bei 25° C und genügend hoher Luftfeuchtigkeit beginnt die Entwicklung. Zuverlässig erfolgt ein sofortiger Entwicklungsbeginn bei gleichzeitiger Belichtung während 17 Stunden im Tag.

Die Entwicklungsstadien wurden mit Hilfe der Beschreibung der Imaginal-Entwicklung von *Antheraea polyphemus* (Nüesch 1965) bestimmt. Kleine artspezifische Abweichungen konnten durch gleichzeitige Beobachtung verschiedener Merkmale überbrückt werden. Die gesamte Entwicklungsdauer bis zum Erreichen der Schlüpfreife beträgt durchschnittlich 21 Tage.

B. Operationstechnik

Die Operationstechnik wurde von Williams (1959, 1961) und Nüesch (persönliche Anleitung) übernommen.

Der künstliche Wundverschluss erfolgte durch Anschmelzen eines Plastic-Fensters mit reinem Paraffin. Bei Operationen vor dem 4. Tag lagern sich Blutzellen unter dem Fenster ab. Die danach einwachsenden Epidermisränder verschliessen die Wunde. Bei Operationen nach dem 4. Tag findet keine Blutzellenablagerung mehr statt. Dies erlaubt die Beobachtung der Pigmentierung direkt durch das durchsichtige Fenster. Die Pigmenteinlagerung im Auge dient als weiteres praktisches Merkmal für die Altersbestimmung und den postoperativen Entwicklungsgang. Die operierten Tiere wurden in den Wärmeschrank zurückgebracht und ihre Entwicklung überwacht. Nach Ablauf der Entwicklungszeit mussten die Tiere aus der Puppenhülle befreit werden, da die Muskeln und Nerven für eine selbständige Häutung fehlten. Als schlüpfreife Imagines werden Tiere betrachtet, welche die Exuvialflüssigkeit vollständig resorbiert hatten. Meist war die ausgetrocknete Exuvie an der normalen Stelle aufgerissen.

C. Sauerstoff-Behandlung

Auf der Suche nach einer Technik zur Beeinflussung des neuromuskulären Systems, ohne risikoreichen operativen Eingriff, wurde eine Beobachtung von Goldsmith und Schneiderman (1960) angewandt. Die beiden Autoren beschreiben eine auffallende Verringerung oder gar ein Fehlen von Muskeln nach längerer Behandlung ihres Versuchstieres *(Mormoniella vitripennis)* in einem Überdruck von Sauerstoff.

Die Tiere wurden zirka einen Tag vor dem Eingriff in 25° C gehalten, um den Stoffwechsel und die Atmung in Gang zu bringen. Danach wurden sie in einen Stahlzylinder mit Kupferdichtung gelegt. Das im Zylinder noch vorhandene Luftvolumen (rund 150 cm^3) wurde belassen. Nun wurde im Zeitraum von 10 bis 20 Minuten reiner Sauerstoff bis zum gewünschten Druck aus der Gasflasche eingeleitet. Nach dem Versuch wird der Sauerstoffdruck wieder in einer Zeitspanne von 30 Minuten sukzessive reduziert.

D. Beurteilung

Die meisten Tiere wurden in drei Untersuchungsarten einbezogen:

1. *Physiologie*

Die vorhandenen Muskeln wurden auf ihre Kontraktionsfähigkeit geprüft. Dazu wurden zwei Platinelektroden mit dem Mikromanipulator in den Untersuchungsmuskel eingestochen. Als Standardwerte wurden für die Prüfung Frequenzen von 3 Reizen pro Sekunde und 50/sec gewählt, bei 1 m/sec Dauer des rechteckigen Einzelreizes (Grass-Stimulator S 4). Die Reaktion auf Stimulation wurde mit der Stereolupe beobachtet.

Leider konnten die einzelnen Muskelbündel nicht gesondert geprüft werden, da im Blut des Tieres Nebenschlüsse auftreten können. Aus dem Skelett herausgetrennte Muskeln zeigen andererseits keine Reaktion mehr auf elektrische Stimulation.

2. *Anatomie*

Die sagittal halbierten Tiere wurden in Ringerlösung entblutet, damit bei der Fixation keine Blutgerinnsel entstanden. Als Fixierungsmittel diente alkoholisches Bouin-Gemisch (Bouin-Dubosq-Brasil). Die Sektion wurde unter der Stereolupe (Wild M-5) durchgeführt.

3. *Histologie*

Die Muskeln wurden herausgetrennt, in der üblichen Alkoholreihe entwässert und über ein Gemisch von Isopropylalkohol mit Paraffin in steigender Konzen-

tration in Paraffin eingebettet. Die Schnittdicke betrug im Normalfall 7 μ. Folgende drei Färbemethoden wurden jeweils am gleichen Objekt angewendet:

— Hämalaun oder Hämatoxylin Delafield mit Benzopurpurin als Gegenfärbung für Übersichtsbilder.
— Hämatoxylin Heidenhain mit Lichtgrün für Struktur der Kerne und der Querstreifung.
— Fuchsin nach Feulgen (Modifikation nach Bauer) mit schwachem Lichtgrün für Thymonucleinsäure (DNS), d.h. zum Nachweis eventuell auftretender Kerntrümmer.

Daneben wurde für Totalpräparate Hämatoxylin nach Weigert, Chromalauncarmin und Leukomethylenblau verwendet.

4. *Zeichnungen und Photographien*

Für Zeichnungen wurde der Zeichenspiegel Wild Heerbrugg, für Photographien von Präparaten die Wild-Aufsatzkamera für M-5 und für Schnittpräparate eine Pentax-Kamera auf Wild M-20 benützt.

E. Versuchsanordnung

Um über die Natur des trophischen Nerveneinflusses auf die Entwicklung mehr zu erfahren, bietet sich vorwiegend eine Unterbrechung der Innervation an und die Beobachtung der erfolgenden Veränderungen. Die Ausschaltung dieses Einflusses kann nun örtlich oder zeitlich variiert werden, um so Lokalisation, bezw. Wirkungsdauer zu bestimmen. Als örtlicher Eingriff dient die Unterbrechung verschiedener Nervenstränge. Die Eingriffsmöglichkeiten ergeben sich aus der Schilderung des Nervensystems der Diapausepuppe (Abb. 3). Für die zeitlichen Variationsmöglichkeiten diene das Diagramm der durchgeführten Eingriffe (Abb. 1).

Leider gelang es trotz grossen Bemühungen nicht, eine Denervation mit anschliessender zentraler Reinnervation zu erreichen. Ergebnisse dieser Versuche werden später geschildert (Struktur denervierter Tiere, Abschn. Nerven).

3. NORMALSTRUKTUR

A. Skelett

1. *Imago*

Zur Beurteilung des Innenskelettes wurden die Tiere in 20% KOH oder NaOH mazeriert. Da die Struktur des Innenskelettes für die Beurteilung der Lage und die Homologisierung von Muskelresten mit dem Normalmuskel von grosser

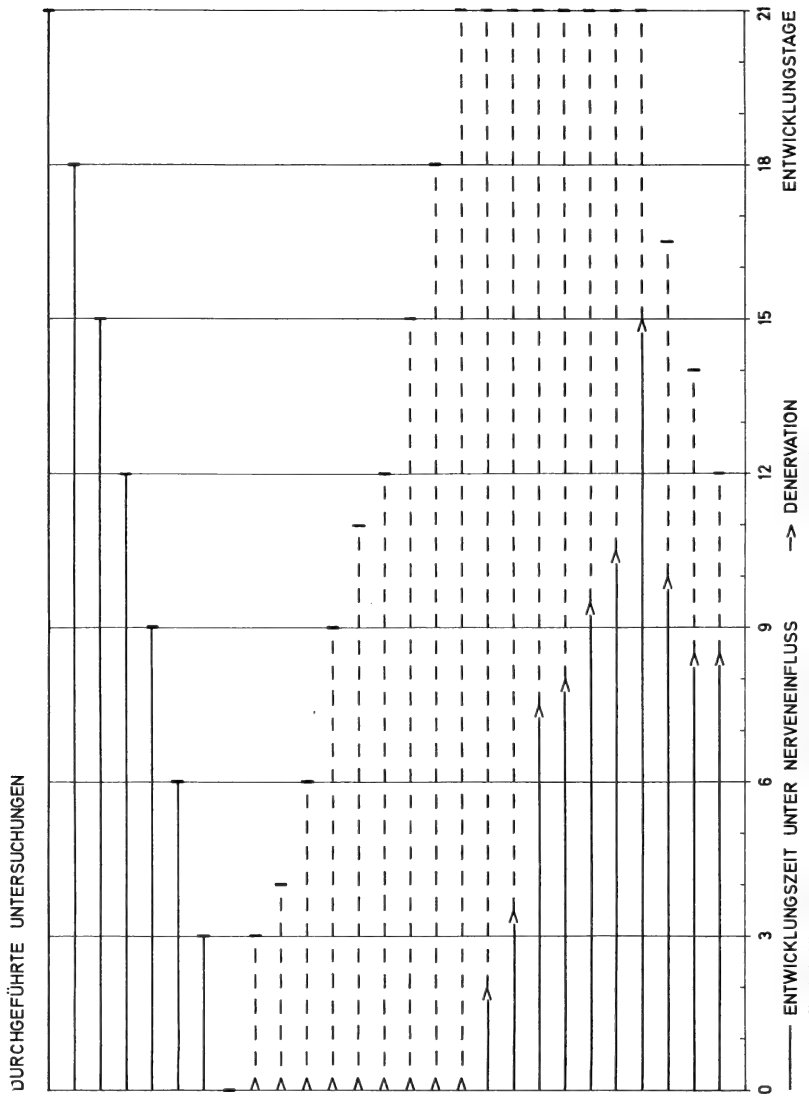


Abb. 1.
Diagramm der durchgeführten Eingriffe.

Wichtigkeit ist, wurde es sehr genau an mehreren Tieren untersucht. Auch in kleinen Details ergab sich eine überraschend genaue Übereinstimmung mit *Antheraea polyphemus* (NÜESCH 1953). Deshalb wurde auf eine Abbildung verzichtet.

Zwei kleine Unterschiede:

— Das Cervicale scheint etwas kräftiger bei *A. pernyi.*

— Das Scutum des Mesotergiten ist nicht so stark gewölbt wie bei *A. polyphemus.* Es beschreibt einen flacheren Bogen. Beiläufig wäre noch zu erwähnen, dass keines der beobachteten Individuen eine längere Strecke im freien Flug zurücklegte.

Die wenigen notwendigen Begriffe sind in den Abb. 2, 4 aufgeführt. Im übrigen wird die Nomenklatur von SNODGRASS, WEBER und NÜESCH verwendet.

2. *Diapause-Puppe*

Das Innenskelett der Diapausepuppe ist auf die verhärteten, invaginierten Intersegmentalfalten beschränkt. Diese bilden auch die Ansatzstellen für die dorso-longitudinalen Muskelanlagen (Abb. 5). Da keine sekundären Intersegmentalhäute gebildet werden, ist der Thorax der Puppe unbeweglich.

B. MUSKULATUR

1. *Imago*

Anatomie

Wie bereits beim Skelett festgehalten wurde, ist die Kenntnis des Skelett-Muskel-Systems im Normaltier Voraussetzung für die Beurteilung der Verhältnisse nach einem operativen Eingriff. Die Ergebnisse der Sektion von mehreren Tieren ergaben wiederum eine Übereinstimmung mit den von NÜESCH bereits beschriebenen Muskeln von *A. polyphemus.* Auch hier erfolgt die Benennung rein morphologisch nach WEBER. Die lateral liegenden Muskeln werden in den weiteren Untersuchungen nur summarisch behandelt und werden deshalb nicht aufgeführt. Danach bleiben nun folgende Muskelgruppen zu unterscheiden:

dl dorso-longitudinale Muskeln
vl ventro-longitudinale Muskeln
dv dorso-ventrale Muskeln
is intersegmentale Muskeln

In Abbildung 2 bezeichnen römische Ziffern die Zugehörigkeit zum betreffenden Thoraxsegment. Die Buchstaben werden verwendet, um verschiedene Bündel desselben Muskels zu unterscheiden.

Histologie

Die histologische Struktur der imaginalen dl_1-Muskeln wurde bereits von EIGENMANN (1965) eingehend beschrieben. Für den Vergleich mit den Effekten der Denervation, mussten aber noch zusätzliche, genaue Zahlenangaben zur Verfügung stehen. Die Faserzahl beträgt im Durchschnitt (Mittel von 4 Tieren) für

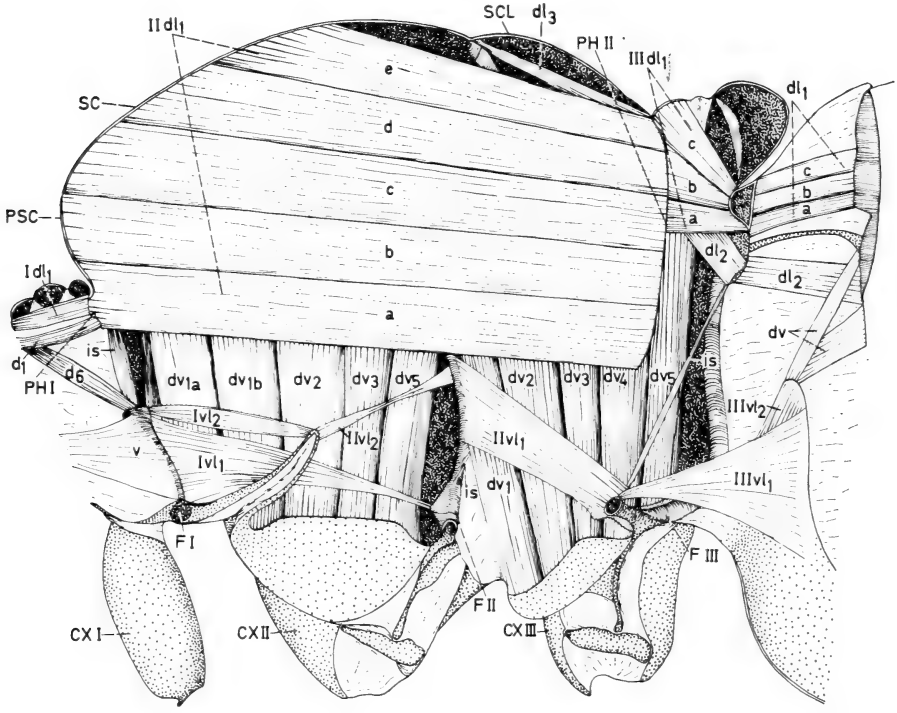


ABB. 2.

Sagittalschnitt durch den Thorax einer Imago.
Muskeln von median präpariert. 8-fach vergrössert.
F Furca, CX Coxa, PH Phragma, PSC Präscutum, SC Scutum, SCL Scutellum.
Bezeichnungen der Muskeln im Text erwähnt.

den gesamten dl_1-Muskel 3172 Fasern. Er ist zusammengesetzt aus durchschnittlich 509 Fasern des dl_{1a}-, 520 des dl_{1b}-, 579 des dl_{1c}-, 701 des dl_{1d}- und 860 des dl_{1e}-Bündels. Die durchschnittliche Faserdicke berechnet aus allen 5 Bündeln beträgt 42 μ. Die Fasern des dl_{1a}-Bündels sind durchschnittlich 5 μ dünner als der Gesamtdurchschnitt. Die Fläche aller 5 Bündel beträgt im Querschnitt durchschnittlich 9,6 mm^2. Ein weiteres Mass, welches sich als sehr günstig und einfach erwiesen hat, ist die sogenannte Muskelmasse. Sie wird berechnet aus der Faserzahl multipliziert mit πr^2, wobei r dem halben Durchmesser einer als drehrund angenommenen Faser entspricht. Man könnte diese Grösse auch als Querschnitts-

fläche des Muskels abzüglich der Faserzwischenräume auffassen. Dieses Mass eignet sich gut für die Erfassung der Entwicklungsleistung nach einem Eingriff. Sowohl Faserzahl als auch Faserdicke sind berücksichtigt und damit wird die eigentliche aufgebaute plasmatische Muskelmasse erfasst. Sie beträgt im normalen Tier 4,4 mm^2 (Variation: 3,2—4,9). Etwas mehr als die Hälfte des Muskelquerschnittes besteht folglich aus Tracheen und Zwischenräumen für die Haemolymphe. An dieser Stelle muss jedoch auf die Schrumpfung der Gewebe durch die histologische Technik hingewiesen werden. Im weiteren muss diese Schrumpfung nicht mehr berücksichtigt werden, da mit allen Präparaten derselbe Entwässerungsvorgang vorgenommen wurde.

Die Myofibrillen sind gleichmässig über den Querschnitt der Faser verteilt (Abb. 31). Die Kerne liegen als kleine Ovale im Sarcoplasma, zentral begrenzt durch Myofibrillen, peripher durch das Sarcolemm. Sie liegen einzeln und gleichmässig rings um die Faser verteilt. Die Flugmuskeln gehören also zum fibrillären Muskeltyp, besitzen aber keine Sarcostylen, wie die hochfrequenten Muskeln der Coleoptera, Homoptera, Diptera und Hymenoptera. Sie müssen folglich den von PRINGLE (1957) als „close-packed" beschriebenen Muskelfasern zugeordnet werden, wie die Orthopteren-Flugmuskeln.

Im Längsschnitt lassen sich die durchgehenden Z-Membranen unterscheiden. Diese sind mit dem Sarcolemm verbunden. Bei Schrumpfung der Faser, wie sie beim Fixieren und Entwässern immer vorkommt, bilden sich deshalb sogenannte „Festons", kleine Ausbuchtungen am Faserrand. Die Q-Bänder nehmen als zwei dunkle Streifen zwischen den Z-Membranen den Grossteil der Sarcomerenlänge ein. Sie sind auf die Myofibrillen beschränkt und zeigen in ihrer Mitte einen hellen H-Streifen (Hensen'sche Zwischenscheibe). Die Z-Membran ist jederseits ebenfalls von einer schmalen Aufhellung begleitet, dem I-Streifen (Abb. 26). Eine N-Linie konnte nicht mit Sicherheit gefunden werden. Hingegen liess sich in einem nach Bodian gefärbten Präparat eine M-Linie finden. Diese ist allerdings nicht durchgehend, sondern auf die Myofibrillen beschränkt. Dadurch ist ein Vergleich mit der für Wirbeltiere beschriebenen M-Linie (HEIDENHAIN 1911) kaum möglich. Auch elektronenmikroskopische Untersuchungen von BIENZ (1968) zeigen keine M-Linie. Öfter kann bei Längsschnitten eine Verschiebung der Z-Membranen in der Art von Noniusperioden festgestellt werden (Vernier-Effekt). In Abbildung 26 wurde eine solche Stelle festgehalten. HEIDENHAIN (1911) und TIEGS (1955) betrachten diesen Effekt als Beweis für eine helicoide, d.h. wendeltreppenförmige Struktur der Z-Membranen. Die Sarcomerenlänge wurde von BIENZ elektronenmikroskopisch untersucht, sodass sich eine Überprüfung erübrigte. Je nach Kontraktionszustand der Faser schwankt ihre Länge um 3μ. Mit der Kontraktion ist natürlich auch eine Faserverdickung verbunden. Bei der Faserdickenmessung wurden stark kontrahierte Abschnitte der Faser nicht mitberücksichtigt.

2. *Diapausen-Puppe*

Die dl_1-Muskelanlage des Mesothorax besteht aus zwei Strängen von insgesamt 1 mm Höhe. Der obere, schmale Strang dürfte den späteren dl_{1e} darstellen. Am cranialen Ende setzt er etwas lateral vom darunter liegenden Hauptstrang an. Cranial und caudal gegen die Insertionsstellen zu zeigen diese Stränge eine weitergehende Aufteilung in zirka 10—20 dünne Bündel. An der Ansatzstelle des Nervs ist die Muskelanlage stark verdickt. Ventral unter den Imaginalsträngen befinden sich die feinen Reste der larvalen Muskelfasern. Sie bilden ein ungefähr 1 mm hohes Netz von schräg sich kreuzenden Fasern (Abb. 5).

Der histologische Längsschnitt zeigt eine grosse Zahl von 3—8 μ grossen Kernen mit 1 bis 2 Nucleoli. In der Peripherie des Imaginalstranges finden sich langgestreckte Kerne. Sie stammen nach ihrer Struktur und Form von larvalen Muskeln ab. Daraus lässt sich ableiten, dass larvale Faserzüge als Leitstrang dienen um den sich die freien Myoblasten zur Bildung der Imaginalanlage zusammenscharen. Eine ähnliche Entstehung der Imaginalanlagen beschreibt auch HUFNAGEL (1918) an *Hyponomeuta padella* L. (Lep.). Die Zellgrenzen sind sehr schlecht zu erkennen, da die Zellen enggepackt zusammenhängen. In dickeren Schnitten zeigen sich an den Rändern der Imaginalanlage einkernige Myoblasten. Der Grossteil dieser Myoblasten, insbesondere im Innervationsbereich, ist zu langgestreckten, syncytialen Strängen verschmolzen. Gruppen von 3—7 (10) Kernen liegen als lange Reihen in spindelförmig verdickten Abschnitten dieser Plasmastränge (Abb. 13). Der Durchmesser der Stränge variiert entsprechend zwischen 3 und 8 μ (Mittel: 5,6 μ). Ihre Länge ist im Schnittpräparat nicht mit Sicherheit festzustellen. Wie der Vergleich mit dem Totalpräparat zeigt, reichen sie teilweise sogar von einem Phragma zum andern und setzen dort an der Hypodermis an.

Die Fasern der larvalen Muskulatur sind an den typischen, langgestreckten Kernen kenntlich. Sie sind nicht mehr quergestreift. Die Abgliederung von Myoblasten ist hier noch sichtbar. Der vollständige Abbau der restlichen larvalen Fasern erfolgt erst nach Entwicklungsbeginn. Während der Diapause bleibt dieser Umbauvorgang vorübergehend eingestellt.

C. NERVEN

1. *Imago*

Das thorakale Nervensystem von *A. pernyi* stimmt bis in einzelne Details mit dem von NÜESCH (1957) beschriebenen Nervensystem von *A. polyphemus* überein. Die Untersuchung der peripheren Muskelinnervation scheiterte am Misslingen der Leukomethylenfärbung.

2. *Diapause-Puppe*

Auch das Nervensystem der Puppe ist bei *A. pernyi* gleich gebaut wie bei *A. polyphemus* (NÜESCH 1955). Eine einfache Skizze (Abb. 3) soll dies illustrieren und gleichzeitig über leicht zugängliche Schnittstellen der betreffenden Nervenstränge Auskunft geben.

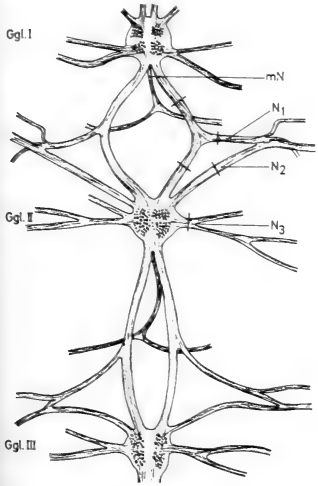


ABB. 3.

Ventralansicht des thorakalen Nervensystems der Diapausepuppe. 10-fach vergrössert.

Ggl. Ganglion des Thorax I, II, III
mN medianer Nerv
N_1 Konnektivnerv und N_2 bilden zusammen den Vorderflügelnerv
N_3 Bein-Pleura-Nerv.

D. FETTKÖRPER

1. *Imago*

Im Gebiet des Thorax sind in der Imago sämtliche Fettkörperzellen verschwunden.

2. *Diapause-Puppe*

Der Thoraxraum der Diapausepuppe ist dicht gefüllt mit Fettkörper, der in strangartigen Windungen den übrigen Organen anliegt. In dieser Fettkörpermasse — die Zellgrenzen sind nicht zu erkennen — liegen die unregelmässig geformten Kerne verteilt. Das Plasma enthält Fettvakuolen, basophile und eosinophile Einschlüsse. Die basophilen, scholligen Einschlüsse werden durch die Feulgen-Reaktion nicht angefärbt. Es kann sich also nicht um Reste von Kernen handeln (Abb. 14).

E. TRACHEEN

1. *Imago*

Die Untersuchung der Tracheenversorgung schien zuerst unmöglich. Bei der Präparation am fixierten Tier reissen die Tracheen oft. Beim frisch getöteten Tier

sind die Gewebe wohl wesentlich elastischer, aber sehr schlecht auseinander zu halten. Bei Mazerierung mit KOH schrumpfen die feineren Tracheenäste mit dem Gewebe zusammen und können so nicht mehr in der normalen Lage gefunden werden.

Die Lösung wurde folgendermassen gesucht: Normale Imagines wurden in eine erwärmte Lösung (ca. 22° C) von 2,5 g Gelatine in 150 ml Wasser mit Tuschezugabe gebracht. Durch Evakuieren des Gefässes (10 mm Hg) während 10 Minuten wurde die Luft grossenteils aus den Tracheen entfernt. Danach wurde sehr langsam (3 Std.) der Druck wieder erhöht bis auf Atmosphärendruck. Dabei dringt das flüssige Gelatine-Tusche-Gemisch in die Tracheen ein. Nun kann durch anschliessende Abkühlung auf +10° C die Gelatinelösung zum Erstarren gebracht werden. Die Präparation wurde nun lebendfrisch unter ständiger Kühlung mit Eisstückchen durchgeführt, wobei die mit der schwarzen Gelatine-Masse gefüllten Tracheen deutlich sichtbar waren. Auf diese Weise konnte immerhin der Verlauf der Tracheen im Mesothorax eruiert werden (Abb. 4).

Die Abbildung zeigt die Verhältnisse nach Entfernen des dl_1-Muskels. Vom Stigma I im Prothorax ziehen vier Stämme in den Mesothorax. Von dorsal nach ventral aufgeführt mit folgenden Versorgungsgebieten:

1. Flügeltrachee (FT)
   Führt lateral von den dv-Muskeln aufsteigend in den Flügel. In der Abbildung nicht dargestellt ist ein ventral davon abgehender Ast lateral der dv-Muskeln, der ins Bein (B_2) führt.
2. Vordere dl_1-Trachee (dA)
   Versorgt den dl_1-Muskel von der lateralen Seite her.
3. Längsstamm (LS)
   In der Imago kollabiert und funktionslos.
4. Ventrale Trachee (vA)
   Versorgt die dv-Muskeln in Richtung des B_2, endet aber im Bereich des Sternalgrates.

Vom Stigma III im Metathorax ziehen gegen cranial ebenfalls vier Hauptstämme. Von dorsal nach ventral aufgeführt:

1. Scutellum-Trachee
   Versorgt dl_3-Muskel und pulsierendes Organ im Scutellum.
2. Hintere dl_1-Trachee (dA)
   Steigt lateral von der vorderen dl_1-Trachee auf. Bildet durch starke Aufteilung die Hauptversorgung des dl_1. Ein ventral abgehender Ast zieht zudem ins B_2.

3. Längsstamm (LS)
   Bereits erwähnt.

4. Ventrale Trachee (vA)
   Versorgt ebenfalls die dv-Muskeln bis in den Bereich des Sternalgrates.

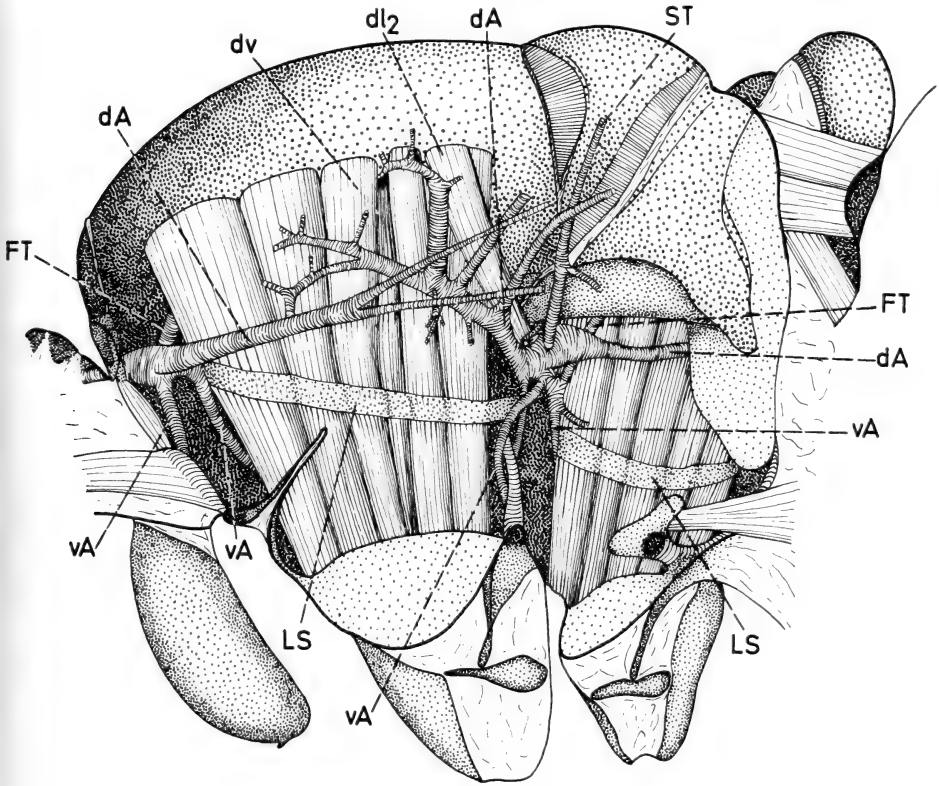


ABB. 4.

Tracheensystem des Thorax einer Imago.
Mediane Ansicht nach Entfernung der dl_1-Muskelbündel im Mesothorax. 10-fach vergrössert.

dA dorsaler Ast	vA ventraler Ast
FT Flügeltrachee	dv dorso-ventrale Muskeln
LS Längstracheenstamm	dl_2 dorso-longitudinaler Muskel
ST Scutellartrachee	

Die Aufteilung dieser Stämme ist in den Einzelheiten variabel. Zwei Äste können im einen Tier direkt vom Stamm abgehen, im andern aber einen gemeinsamen Ast bilden und sich erst weiter peripher teilen. Je feiner die Verästelungen werden, umso grösser sind die individuellen Unterschiede.

2. *Diapause-Puppe*

Nach Wegnahme der medianen Fettkörpermasse fällt sofort ein weitlumiger Längstracheenstamm auf. Dieser ist mit kräftigen Taenidien versehen und damit noch vor dem Zusammenfallen geschützt. Er verbindet das Stigma des Prothorax mit dem Stigma des 2. Abdominalsegmentes. Abgehende Äste erlauben die Versorgung der dazwischen liegenden Segmente. Alle imaginalen Haupttracheen sind angelegt. Sie sind aber viel dünner und in ihrer Aufteilung und Gestalt noch nicht fertig differenziert (Abb. 5).

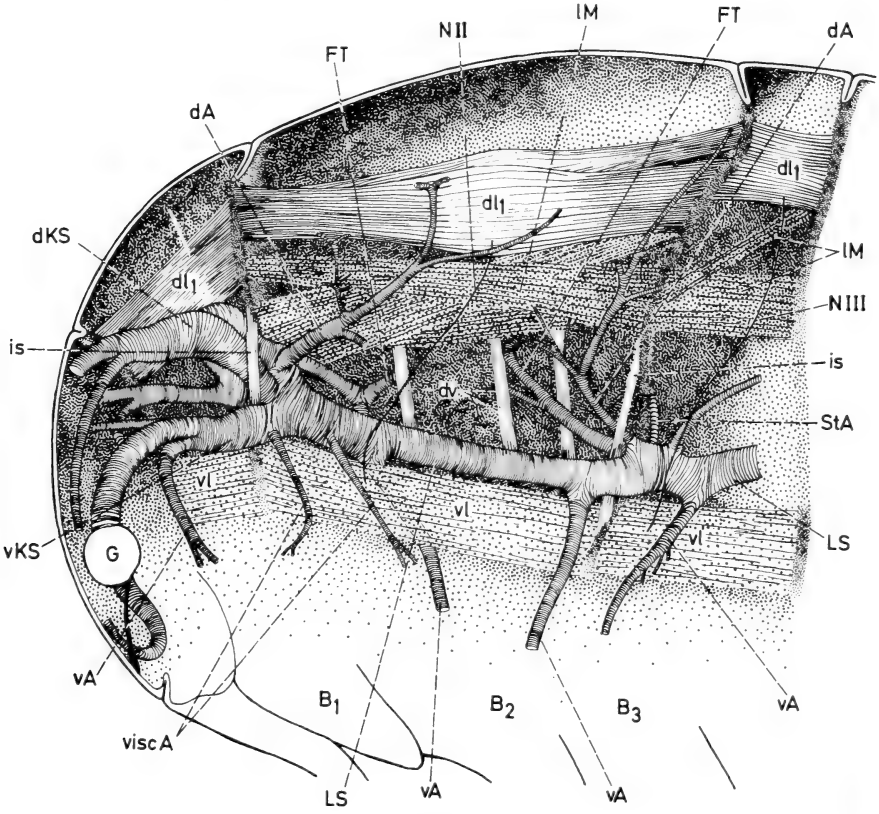


Abb. 5.

Tracheensystem des Thorax einer Diapausepuppe.
Mediane Ansicht eines Sagittalschnittes. 8-fach vergrössert.

B	Bein 1, 2, 3	lM	Reste von larvalen Muskeln
dA	dorsaler Ast	LS	Längstracheenstamm
dKS	dorsaler Kopfstamm	NII,III	dl_1-Nerv des Thorax II,III
dl_1	Muskelanlagen des dl_1	StA	Stigmenast
dv	Muskelanlagen der dv-Muskeln	vA	ventraler Ast
FT	Flügeltrachee	viscA	visceraler Ast
G	Gehirn	vKS	ventraler Kopfstamm
is	intersegmentaler Muskel (Anlage)		

Am cranialen Ende des Längstracheenabschnittes im Mesothorax gehen folgende Stämme in den Thorax II:

1. Vordere dl_1-Trachee (dA)
   Steigt bis an die dl_1-Anlage. Unterwegs gibt sie noch einige Äste an die larvale Muskulatur ab.
2. Vordere Flügeltrachee (FT)
   Gibt einen ventralen Ast ins B_2 ab.
3. Viscerale Äste (visc A)
   Diese dünnen Äste versorgen die Ganglien I und II.
4. Ventrale Trachee (vA)
   Zweigt lateral der larvalen Längsmuskulatur (vl) vom Längsstamm ab. Zieht gegen B_2.

Vom caudalen Ende des Tracheenstammes im Mesothorax ziehen folgende Stämme in den Thorax II:

1. Hintere dl_1-Trachee (dA)
   Gibt Äste an die larvale Muskulatur ab. Erreicht die dl_1-Anlage noch nicht. Nur ein Ast zieht in die Region des späteren Scutellums.
2. Hintere Flügeltrachee (FT)
   Zieht ebenfalls in den Flügel und gibt einen ventralen Ast ins B_2 ab.
3. Ventrale Trachee (vA)
   Zieht median vom larvalen Muskel (vl) gegen B_2.
4. Stigmenast (StA)
   Anlage der imaginalen Verbindung zum Stigma III des Metathorax. Das kleine Lumen des kräftigen Stranges endet in der Puppe blind.

Der beschriebene Längstracheenstamm ist während der ganzen Entwicklung unverändert vorhanden. Erst nach der Imaginalhäutung kollabiert er. Dies deutet darauf hin, dass seine Wandverdickungen bei der Metamorphose nicht erneuert werden. Nach dem Abstossen der pupalen Taenidien ist er nicht mehr stabil.

4. NORMALENTWICKLUNG DER MUSKELN

Der Querschnitt einer dl_1-Muskelanlage in der Diapausepuppe beträgt im Innervationsgebiet 0,29 mm^2. Bei einer normalen Imago beträgt die Summe der Querschnittsflächen aller fünf daraus entstandenen Bündel 9,6 mm^2. Dies würde einer 33-fachen Flächenzunahme entsprechen. Wohl ist die pupale Muskelanlage

ausserhalb des Innervationsgebietes dünner, aber sie ist dichter gepackt und ohne die starke Tracheenversorgung des imaginalen Muskels.

Nach EIGENMANN (1965) enthält die dl_1-Anlage der Puppe im Minimum 34'500 Kerne. In der Imago berechnet er für denselben Muskel ungefähr 3'600'000 Kerne. Während der Imaginalentwicklung findet also eine rund 100-fache Kernvermehrung und eine mindestens 33-fache Zunahme der Querschnittsfläche statt.

Einen eindeutigen Vergleich zwischen normalen und denervierten Muskeln erlaubten die halbseitig denervierten Tiere. Routinemässig wurden von den Muskeln der intakten Körperseite ebenfalls histologische Präparate angefertigt. Die Untersuchung ergab weitere Details der Normalentwicklung, wie sie EIGENMANN (1965) schon in den Grundzügen beschrieben hat.

3. Entwicklungstag

Die Einteilung der Muskelanlage in 5 Bündel wird deutlich. Die Lage des ganzen Imaginalstranges ist kaum verändert gegenüber der Diapausepuppe. Eine leichte Vergrösserung entsteht durch das Auseinanderweichen der syncytialen Plasmastränge. Während diese vorher ohne Zwischenraum eng aneinander gepresst waren, beginnt nun im Innervationsgebiet eine Auflockerung. Die entstandenen Spalträume werden von Plasmafäden überbrückt, welche die auseinanderweichenden Plasmastränge verbinden.

Im Querschnitt bietet der Muskel das Bild eines Netzes. An der Stelle der Knoten liegen die quergeschnittenen Plasmastränge, welche untereinander mit Plasmafäden verbunden sind. Die Maschen oder Spalträume sind in diesem Entwicklungszustand noch ausschliesslich mit Blutflüssigkeit erfüllt. Blutkörperchen können noch nicht innerhalb der Muskelanlage gesehen werden. Die Kerne der Plasmastränge sind etwas kleiner (2,5—4 μ) als in der Diapausepuppe. Sie liegen in relativ kurzen Reihen von zirka 4 Kernen in den 3,1 μ (2—4 μ) dicken Plasmafasern. Die langen Kernreihen der kompakten Diapausen-Anlage werden durch die Aufsplitterung der Plasmastränge in einzelne Fasern zu kürzeren Kernreihen zerlegt. Vorwiegend im Innervationsgebiet sind die Fasern schon stärker getrennt. Deshalb können dazwischen schon einkernige Myoblasten unterschieden werden, welche sich mitotisch teilen und mit den Fasern verschmelzen. Innerhalb der Fasern können keine Mitosen festgestellt werden. Diese Kerne sind dort oft langgestreckt. Einige dieser langgestreckten Kerne zeigen Einschnürungen, welche auf amitotische Teilungen schliessen lassen. Daraus entstehen weitere Kernreihen.

Schon PÉREZ (1910) und HUFNAGEL (1918) beschreiben, dass sich nur freie Myoblasten mitotisch teilen können. Nach ihrer Aufnahme ins Faserinnere strekken sich die Kerne und teilen sich nur noch amitotisch. Dieselbe Unterscheidung

trifft WEED (1937) bei der Untersuchung der Muskelentwicklung am Hühnerembryo. Die Amitose wird als wohlgeordneter Vorgang mit einzelnen unterscheidbaren Stadien beschrieben. Die amitotische Kernteilung ist nicht nur ein einfacher Kernbruch.

Die wenigen larvalen Kerne der Anlage im Diapausetier können nicht mehr gefunden werden, obwohl nie pyknotische Stadien gesehen wurden. Vermutlich bilden auch diese Kerne durch multiple Teilungen Kernreihen, welche nicht mehr unterschieden werden können.

Um die Muskelanlage, vor allem im umgebenden Fettkörper, scharen sich viele Leukocyten. Dies sind runde, plasmaarme Blutzellen mit grossem Kern. Die rudimentären Plasmastränge der larvalen Muskelfasern sind noch vorhanden, werden aber weiter in einkernige Myoblasten zerlegt. Sie können am 6. Tag nicht mehr gefunden werden.

6. Entwicklungstag

Die fünf Bündel des zukünftigen dl_1-Muskels sind nun deutlich getrennt. Durch das beginnende Vorwachsen des Phragma I und II wird die Muskelanlage gegen median eingeschwenkt. Die Höhe der gesamten Anlage ist etwa auf das Doppelte gewachsen. An der Innervationsstelle sind die einzelnen Bündel noch leicht verdickt.

Die Grössenzunahme der Muskelanlage ist nicht auf eine Faserdickenzunahme zurückzuführen. Die Fasern sind gegenüber dem dritten Tag nicht dicker geworden (5,1 μ / 3—8 μ). Sie sind weiter auseinander gerückt und laufen durch die Verlängerung der Spalträume streckenweise schon ziemlich parallel (Abb. 15). Auch cranial und caudal vom Innervationsbereich ist dieser Prozess schon weit fortgeschritten.

Durch das Eindringen von Fettkörperzellen zwischen die zukünftigen Muskelbündel wird deren Unterteilung deutlich. Nie liegen aber Fettkörperzellen zwischen den Fasern in den Bündeln. Dagegen finden sich nun Myoblasten auch ausserhalb des Innervationsbereiches in den Spalträumen entlang den Fasern. Die Myoblasten teilen sich auffallend häufig mitotisch. In den Fasern liegen nur noch selten langgestreckte Kerne oder längere Kernreihen. Vielfach liegen die Kerne schon einzeln oder in kurzen Reihen von 3—4 Kernen, wobei sie vorläufig die ganze Faserdicke ausfüllen.

Im Innervationsgebiet liegen ausser den Myoblasten runde Zellen mit scholligen Einschlüssen. Dieselben Zellen finden sich im Fettkörper. Sie entstehen aus den erwähnten Leukocyten durch Aufnahme von Stoffen aus dem Fettkörper. In keinem Fall konnte ein Angriff dieser Zellen mit Pseudopodien auf intakte Fettkörperzellen beobachtet werden. Es handelt sich dabei also um Transportleucocyten, welche das bei der Autolyse des Fettkörpers anfallende

Material phagocytieren und für die Aufbauvorgänge in der Muskelanlage abgeben.

Ähnliche Feststellungen machte ZELLER (1938) bei der Untersuchung des Fettkörperabbaues bei *Ephestia kühniella* Zeller. Er konnte die phagocytierende Tätigkeit durch Tuscheinjektion beweisen.

Die Umwandlung der Leukocyten in die beschriebenen Transportleucocyten wird bestätigt durch die Feststellung, dass nach dem vierten Entwicklungstag die Operationswunden nicht mehr durch Blutzellen verschlossen werden.

9. Entwicklungstag

Die Muskelanlage hat nun etwa die dreifache Höhe des Imaginalstranges der Diapausepuppe erreicht. Sie liegt in ihrer definitiven Lage rechts, beziehungsweise links von der Mediane, welche durch den Verlauf der Aorta auch im Thoraxinnern festgelegt ist. Die Bündel sind durch weite Spalten, die von Fettkörper erfüllt sind, getrennt (Abb. 17). Sie haben auf ihrer ganzen Länge ungefähr dieselbe Querschnittsfläche. Die cranialen und caudalen Abschnitte haben ihren Entwicklungsrückstand aufgeholt. Die Muskelanlage reagiert bereits auf elektrische Stimulation. Bei einigen Tieren zeigt der Muskel eine schwache, lokale Kontraktion bei 10—20 V und 50 Reizen pro Sekunde.

Auch bei *A. polyphemus* tritt die Kontraktionsfähigkeit zur gleichen Zeit auf (NÜESCH 1965).

Die Muskelfasern haben sich nun in der ganzen Länge klar getrennt. Im Längsschnitt laufen sie auch ausserhalb des Innervationsgebietes parallel nebeneinander her. Sie sind nur durch die feinen Plasmabrücken verbunden. Im Querschnitt wirken diese Plasmabrücken verwirrend, wenn versucht werden soll die ungefähre Faserzahl zu bestimmen. Eine Schätzung zeigt, dass die Zahl der Fasern bereits in der Grössenordnung der imaginalen Faserzahl liegt. Die Faseraufteilung ist damit beendet und es beginnt ein starkes Faserdickenwachstum. Genauere Daten über diese beiden Entwicklungsphasen geben die unten angeführten Denervationsversuche. Die Fasern zeigen schon jetzt eine Dickenzunahme. Der mittlere Durchmesser beträgt 12,0 μ (7—23 μ). (Abb. 6.).

Auf der ganzen Länge beginnen nun Transportleucocyten zwischen die Fasern einzuströmen. Die Fasern zeigen im Innern schon Längsstrukturen, welche die zukünftigen Myofibrillen darstellen. Die Kerne befinden sich der fortschreitenden Differenzierung entsprechend im fibrillenfreien Plasma am Faserrand (Abb. 19).

Bei Operationen an lebenden Tieren vom 9. und den folgenden Entwicklungstagen wurde eine Auflösung des Fettkörpers beobachtet. Die Fettkörperzellen hängen nicht mehr als einheitliches, weiches Gewebe zusammen, sondern lösen sich ab und schwimmen frei in der Haemolymphe.

12. Entwicklungstag

Die fünf Bündel sind dicker geworden und erreichen in der Höhe beinahe das imaginale Mass. Die einzelnen Muskelbündel reagieren mit einer langsamen, tetanischen Kontraktion bei elektrischer Stimulation (20—30 Volt bei 50/sec) durch direkten Reiz am Muskel. Der Fettkörper wird bei der Präparation nicht mehr als zusammenhängende Masse gefunden. Wohl befinden sich noch einige Lappen davon im Thoraxraum, aber die Hauptmasse scheint aufgelöst zu sein.

Zwischen den Fasern befindet sich eine Menge von Transportleucocyten. Sie sind dicht gefüllt mit den aufgenommenen Stoffen des autolysierten Fettkörpers (Abb. 14).

Die Fasern sind weiter voneinandergerückt, aber immer noch durch Plasmafäden verbunden. Der Faserdurchmesser hat wesentlich zugenommen auf 26,3 μ (10—32 μ). Deutlich lässt sich bereits die Querstreifung sehen, welche im Lichtmikroskop schon am 10. Tag gesehen wurde. Die Sarcomerenlänge ist variabel mit dem Kontraktionszustand der Faser. In der Regel beträgt sie etwas mehr als 3 μ und entspricht damit bereits der adulten Sarcomerenlänge. Bereits lässt sich ein breites Q-Band und eine feine Z-Membran unterscheiden (Abb. 21). Die Kerne liegen nun in einem deutlich begrenzten Sarcoplasma, innen die Myofibrillen, aussen ein Plasmalemm. Es finden immer noch amitotische Kernteilungen statt. Da und dort finden sich noch vereinzelt Mitosen. Möglicherweise handelt es sich jedoch um Tracheoblasten, die sich mitotisch teilen, während sie in die Muskelanlage einwachsen. Die Kontraktionsfähigkeit der Fasern kann auch histologisch bestätigt werden. Sie ist in Längsschnitten als Verdickung der Faser und Verkürzung der Sarcomeren sichtbar.

15. Entwicklungstag

Die Muskelmasse nimmt weiterhin stark zu. Diese Grössenzunahme erfolgt durch weitere Verdickung der Fasern. Ihr Durchmesser beträgt im Mittel 30,6 μ (18—49 μ). Die Fasern haben sich voneinander gelöst durch das Einziehen der Plasmabrücken. Die Differenzierung der Querstreifung ist weiter fortgeschritten. Die Z-Membran wird deutlicher und ist an den meisten Stellen von einem I-Streifen flankiert. Sehr deutlich lässt sich auch die Hensen'sche Mittelscheibe als Aufhellung im Q-Band sehen (Abb. 23).

Die Kerne haben sich abgeplattet zu kleinen Ovalen von 8 μ Länge, 4 μ Breite und 1,5—2 μ Dicke. Sie liegen in gleichmässigen Abständen einzeln im Sarcoplasma. Es können keine Gruppen oder gar Reihen mehr gefunden werden, einzelne Kernteilungen müssen aber noch stattfinden, da die imaginale Kernzahl noch nicht erreicht ist.

Vereinzelt können zerfallene Fettkörperzellen gefunden werden. Transportleucocyten befinden sich in grosser Menge zwischen den Fasern. Sie liefern diesen weitere Aufbaustoffe für das anhaltende, starke Dickenwachstum.

18. Entwicklungstag

Präparativ lässt sich der Muskel kaum mehr vom imaginalen unterscheiden. Auch histologisch hat der Muskel die Adultform beinahe erreicht. Der Faserdurchmesser ist mit 39,5 μ (26—47 μ) annähernd imaginal. Zwischen den Fasern

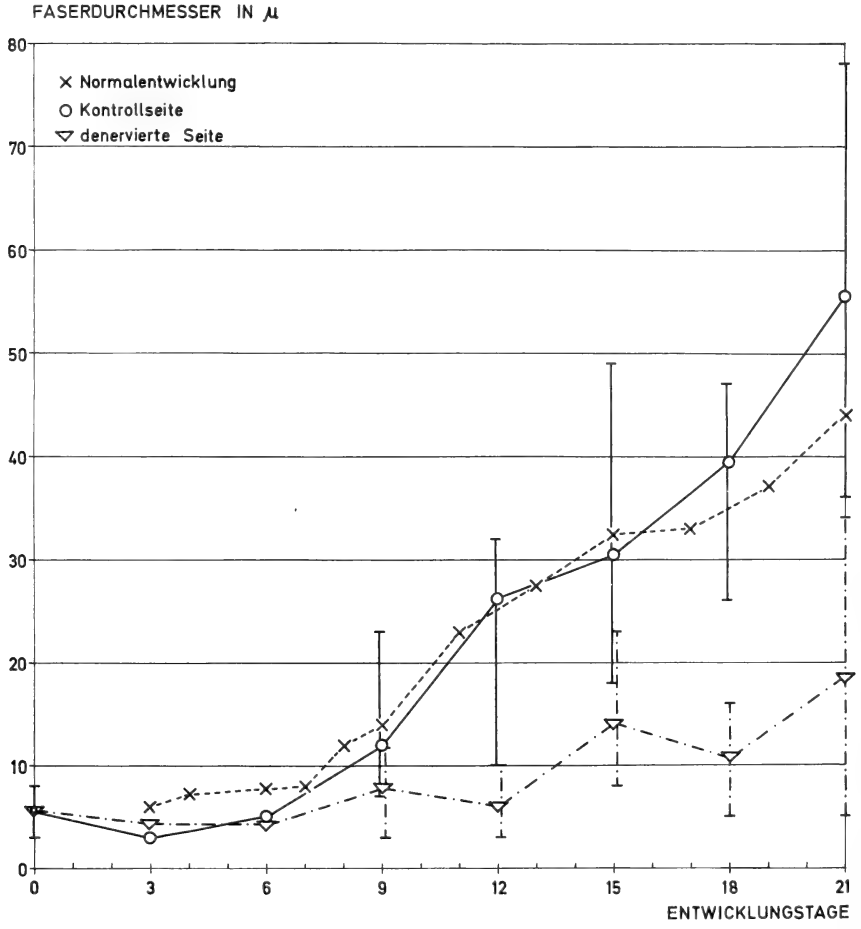


ABB. 6.

Zunahme des Faserdurchmessers während der Entwicklung.
Vor dem 6. Tag wurden die kernhaltigen Plasmastränge gemessen, die sich später zu den Muskelfasern differenzieren.
Normalentwicklung nach Messungen von Eigenmann (1965).

liegen nun seltener Transportleucocyten. Sie haben ihre scholligen Einschlüsse meist abgegeben und erscheinen wieder als plasmaarme Blutzellen.

Auf 100 μ Faserlänge finden sich 27,6 Kerne. Damit erreicht ihre Zahl den unteren Schwankungsbereich der imaginalen Kernzahl (vergl. Tab. 3). HUFNAGEL (1918) beschreibt bei *Hyponomeuta* amitotische Kernteilungen bis zur Imago.

21. Entwicklungstag (Imago)

Auf der Kontrollseite operierter Tiere wurde eine durchschnittliche Faserdicke von 55 μ (36—78 μ) gemessen. Die histologische Differenzierung ist normal (Abb. 26). Die Differenz des Faserdurchmessers gegenüber Kontrolltieren dürfte auf das vermehrte Angebot von Aufbaustoffen zurückzuführen sein. Diese werden auf der operativ geschädigten Seite nicht verbraucht (Abb. 6).

Die Transportleucocyten haben die scholligen Einschlüsse abgegeben. Sie können nicht mehr von den am 3. Tag geschilderten Leucocyten unterschieden werden.

Ein ähnlicher Zyklus ist bei *Periplaneta americana* beschrieben (MUTTKOWSKI, zit. nach WEBER 1933). Auch bei *Sialis lutaria* beschreibt SELMAN (1962), dass das Blutbild der jungen Imago nicht von einem Larvenstadium unterschieden werden kann. Er führt dies aber auf die Entstehung neuer Blutzellen zurück. Phagocyten, hier Transportleucocyten genannt, greifen bei *Sialis* ebenfalls nicht aktiv in den Fettkörperabbau ein. Sie transportieren lediglich durch Autolyse freigewordene Teile. Während dieser Tätigkeit verlieren sie ebenfalls die Fähigkeit zur Wundheilung.

5. STRUKTUR DER DENERVIERTEN TIERE

A. SKELETT

1. Nervenschnitt

Die Ausbildung des Skelettes erfolgt weitgehend normal und ist von einer zentralen Innervation unabhängig. Abweichungen vom Normalskelett zeigt vor allem das Phragma II. Es wird stark gegen den Kopf zu vorgezogen. Im Sagittalschnitt erscheint es abgeflacht und ist nicht nur von der Schnittkante her sichtbar. Die ansetzenden Restmuskeln ziehen meist schräg gegen dorsal an eine Einstülpung des Scutums II. Diese Eindellung des Scutums und das Vorschieben des Phragmas ergeben zusammen eine Verkürzung des Restmuskels um 30—50% gegenüber Diapausepuppe und normaler Imago (Abb. 8,25).

Eine hypothetische Deutung der beobachteten Deformationen muss sich auf die Beobachtung der normalen Innenskelettbildung stützen. Die Invagination von

Epidermisbezirken wurde von MALOEUF (1935) an verschiedenen Insekten-Arten untersucht. Der Autor beschreibt die Invagination als Reaktion der Epidermis auf Muskelzug. Diese Muskelkontraktion dürfte nach seiner Vermutung eine tonische Verkürzung sein.

Während der Normalentwicklung wirken alle entstandenen Muskelfasern mit der gleichen Kraft an der ganzen Oberfläche des noch plastischen Phragma II, bezw. am Scutum. Sie bringen Scutum und Phragma damit in die mechanisch günstigste Lage. Das Scutum wird gewölbt, die Muskelfasern setzen fast rechtwinklig am Phragma I und II an. Beim denervierten Tier beschränkt sich die Wirkung der Muskelfasern auf einen kleinen Epidermisbezirk, die Ansatzstelle des Restmuskels. Diese Wirkung ist möglicherweise nicht nur ein mechanischer Zug, sondern auch eine Beeinflussung der Teilungsrate der Epidermiszellen. An der Ansatzstelle des Muskels entsteht die geschilderte trichterartige Einsenkung des Scutums. Dadurch kann sich der Restmuskel weiter verkürzen bis die fortschreitende Chitinbildung die entstandene Deformation irreversibel verhärtet.

Diese Deutung ist nur unter den folgenden Voraussetzungen denkbar:

1. Die Restmuskeln sind schon während der Entwicklung kontraktionsfähig.
2. Die Epidermis muss zu dieser Zeit noch plastisch deformierbar sein.
3. Die Erhärtung durch Chitinabscheidung darf erst nach entstandener Deformation stattfinden.

Diese Voraussetzungen sind tatsächlich erfüllt und werden durch folgende Beobachtungen bestätigt:

1. Die Kontraktionsfähigkeit der Muskeln ist bereits am 9. Tag durch elektrische Stimulation nachgewiesen. Auch denervierte Muskeln sind kontraktionsfähig.
2. Das Imaginalchitin ist erst am 12. Tag in grösserer Menge vorhanden, sichtbar an der beginnenden Gelbfärbung der Sklerite und Brauntönung ihrer Nahtstellen.
3. Tiere vor dem 9. Tag zeigen keine Deformation der Epidermis und einen Muskel von normaler Länge. Erst nach dem 9. Tag treten die beschriebenen Deformationen auf.

Die Entstehung der Skelettdeformationen ist aber damit noch nicht völlig geklärt. Insbesondere bleibt unklar, weshalb das Phragma II sich cranialwärts vorschiebt. Weitere Beobachtungen bestätigen jedoch immer wieder die geschilderten Annahmen über die Entstehung der Deformationen. Die Fasern der Restmuskeln sind meist leicht kontrahiert. Ein Vergleich der Sarcomerenlängen (Abb. 26, 27) bestätigt dies. Ein Schnitt durch die Eindellung zeigt die Skelettinvagination und daran ansetzende Muskelfasern.

Im Hinblick auf diese Feststellungen scheint die Tatsache, dass der Beginn der Kontraktionsfähigkeit gerade zur selben Zeit auftritt wie die definitive Lage des Muskels im Thorax erreicht wird, durchaus nicht mehr zufällig.

Die denervierten und damit behinderten Tiere mussten nach Erreichen des Schlüpftermins meist aus ihren Puppenhüllen befreit werden. Auch Tiere mit geringen Operationsschäden konnten ihre Flügel nicht oder nur teilweise strecken. Das Flügelmuster ist aber in jedem Falle normal differenziert.

2. *Sauerstoff-Versuch*

Die Tiere zeigen nach Sauerstoff-Schädigung dieselben Deformationen des Skelettes wie die operativ denervierten Tiere.

B. Muskulatur

1. *Nervenschnitt*

Bei der Beschreibung der Normalstruktur wurde bereits erwähnt, dass der Verlauf der Nerven und Muskelstränge weitgehend mit der Anatomie von *A. polyphemus* übereinstimmt. Im folgenden wird untersucht, ob dieser anatomisch gleichen Lagebeziehung auch ähnliche funktionelle Nerven-Muskel-Beziehungen entsprechen. Die Kenntnis der funktionellen Nerven-Muskel-Einheiten ist ausserdem Voraussetzung für die Untersuchung des Histogenese-Verlaufes im denervierten Muskel. Für die Zuordnung einer Muskelgruppe zu einem Nervenast diente die systematische Durchtrennung einzelner Nervenstränge. Am zweiten Thoraxganglion bieten sich im Ganzen zehn einfache Eingriffsmöglichkeiten (Abb. 3, S. 307):

— Exstirpation des ganzen Ganglions mit oder ohne N_1.
— Einzelne Durchtrennung von N_1, N_2 oder N_3.
— Kombinierte Durchtrennung von $N_1 + N_2$, $N_2 + N_3$, $N_1 + N_2 + N_3$.
— Durchtrennung des Konnektivs ohne abgehende Nerven zu verletzen.

In der Regel wurden pro Operationstyp 10 Tiere beurteilt.

Bei der Nervendurchtrennung bietet sich die willkommene Möglichkeit, alle zusätzlichen Faktoren auszuschalten, welche einen Einfluss auf die Muskelentwicklung haben könnten. Durch die einseitige Durchtrennung von Nervensträngen bleibt die gegenüberliegende Körperseite (Kontrollseite) unbeeinflusst. Diese Kontrollseite unterliegt aber gleichermassen den übrigen Einflüssen:

— Hormone sind durch die Blutzirkulation auf beiden Seiten in gleicher Konzentration vorhanden.

— Bei der Operation entfernte Fettkörper- und andere Gewebeteile, sowie der Blutverlust betreffen beide Seiten.
— Eventuelle Infektionen, welche nach FINLAYSON und WALTERS (1957) abnorme Metamorphose erzeugen könnten, wirken beidseitig.

Es wurden deswegen nur Tiere in diese Untersuchung mit einbezogen, welche eine normale Kontrollseite aufwiesen. Durch diese strenge Auswahl können die geschilderten störenden Einflüsse ausgeschaltet werden. Sie dürfen bei der Interpretation der Ergebnisse deshalb unberücksichtigt bleiben. Nach Ausfall von Muskeln auf der operierten Seite dehnen sich die dorso-longitudinalen Muskeln der Kontrollseite oft über die vom Skelett gegebene Mediane des Körpers auf die Gegenseite aus. Bei der Zuordnung der Muskeln zu einer Körperseite treten aber nie Schwierigkeiten auf. Die Aorta steigt im Mesothorax in einer Schleife zwischen den beiden Muskelgebieten bis zum pulsierenden Organ auf und gibt so die morphologische Mediane an.

Ergebnisse

Ein vollständiges Verschwinden ganzer Muskelgruppen konnte in keinem Fall beobachtet werden. Immer sind sehr dünne Fasern vorhanden. Manchmal sind diese so fein, dass sie erst bei der histologischen Untersuchung gefunden werden können. Trotzdem besitzen sie eine differenzierte Querstreifung und sind auch kontraktionsfähig. Eine genauere Beschreibung dieser Restmuskeln folgt im nächsten Kapitel.

1. *Ganglienexstirpation mit* N_1*:*

Im Thorax II fehlen sämtliche Muskeln inklusive I is, bis auf die wenigen restlichen Fasern. Der Intersegmentalmuskel II is ist dagegen vorhanden. Der Eingriff löst aber nicht nur im Thorax II Muskeldefekte aus, sondern erstreckt sich auch auf Thorax III. Dort fallen die Muskeln III dl_{1a} und III dl_2 aus, während III dl_{1b} in normaler Grösse vorhanden ist. Das Ganglion innerviert also nicht nur den Mesothoraxbereich, sondern beeinflusst auch Muskelbündel, welche ausserhalb der Segmentgrenzen liegen. Eine Beeinflussung der Prothoraxmuskeln konnte nicht gefunden werden. Die Innervation überschreitet die Segmentgrenzen nur caudalwärts. Eine Ausnahme bildet die Innervation des intersegmentalen Muskels I is.

2. *Ganglienexstirpation ohne* N_1*:*

Von den 5 dorso-longitudinalen Bündeln wird nur das oberste (dl_{1e}) betroffen. Alle übrigen Bündel dl_{1a-d}, dl_2 und dl_3 sind in normaler Ausbildung vorhanden.

Sie füllen den durch Wegfall von dl_{1e} freigewordenen Platz aus. Die Anordnung der Bündel ist lückenlos. Es stellt sich deshalb sogar die Frage, ob nur die weitere Unterteilung nicht zustande kommt. Bei einer Stichprobe ergaben Faserzählungen auf der operierten Seite, dass im Vergleich zur Kontrollseite nur 437 Fasern fehlen. Das Bündel dl_{1e} der Kontrollseite enthält 731 Fasern. Der Verlust des dl_{1e}-Bündels wird teilweise ersetzt durch die Vermehrung der Fasern im dl_{1d}-Bündel. Dieses enthält auf der operierten Seite 237 Fasern mehr als auf der Kontrollseite. Zu dieser Vergrösserung dürften Teile der zurückbleibenden dl_{1e}-Anlage beitragen. Der verstärkte dl_{1d}-Muskel enthält eine enggepackte Gruppe von 22 dünnen Fasern. Im Vergleich mit den Ergebnissen der 3. Gruppe (Durchtrennung von N_1) können diese Fasern als Restmuskel der unentwickelten dl_{1e}-Anlage gedeutet werden.

Weiter fehlen nach dieser Operation sämtliche dorso-ventralen und pleuralen Muskeln. Ebenso fehlt I is, während II is unbeeinflusst bleibt. Die Ergebnisse zeigen, dass der erhaltene Konnektivnerv (N_1) zur Ausbildung der dl-Muskeln ausser dl_{1e} genügt. Seine Nervenfasern entspringen aus dem Prothoraxganglion.

3. *Durchtrennung von N_1:*

Die dorso-ventralen und pleuralen Muskeln werden von diesem Eingriff nicht beeinflusst. Die Bündel dl_{1a-d}, dl_2 und dl_3 fehlen. Nur das oberste Bündel dl_{1e} ist ausgebildet. Es verbreitet sich im Raum der weggefallenen Bündel dl_{1c} und dl_{1d}. Praescutum und Phragma I bleiben frei. Bei rein morphologischer Betrachtung scheint dl_{1c-e} vorhanden zu sein, doch fehlt eine Unterteilung in einzelne Bündel. Erst ein Querschnitt zeigt, dass sich das dl_{1e}-Bündel gegen ventral ausgedehnt hat. Entsprechend ist seine laterale Ausdehnung geringer. Die Faserzahl liegt bei zwei gemessenen Tieren mit 523 und 548 Fasern eher noch unter der normalen Zahl für dl_{1e}. Die ausgebildete Muskelmasse entspricht mit 1,35 mm² der normalen dl_{1e}-Masse von durchschnittlich 1,27 mm². Der durchschnittliche Faserdurchmesser liegt mit 56,2 µ beträchtlich über den Werten bei Kontrolltieren (43,3 µ).

Am Praescutum und Phragma I setzen zirka 70 Fasern mit einem Durchmesser von 15 µ (13—16 µ) an. Histologisch wurden sie als Restmuskeln aus der Anlage der Bündel dl_{1a-d} beurteilt.

Die Tiere können den Flügel der operierten Seite recht kräftig bewegen.

4. *Durchtrennung von N_2:*

Es fehlen die Muskeln dl_{1e} und I is. Diese sind ausschliesslich von der Innervation durch N_2 abhängig.

5. *Durchtrennung von N_3:*

Während bei den bisherigen Nervendurchtrennungen die dorso-ventrale und pleurale Muskulatur unbeeinflusst blieb, fällt sie hier gesamthaft bis auf einige

feine Restfasern aus. Die dorso-longitudinale Muskulatur und die Intersegmentalmuskeln entwickeln sich normal. Der Nerv N_3 innerviert also die gesamte laterale Muskulatur aus vorwiegend Flügel- und Beinmuskeln.

6. *Durchtrennung von $N_1 + N_2$:*

Falls die Annahme stimmt, dass die Nerven den entwicklungsstimulierenden Einfluss ausschliesslich auf den von ihnen innervierten Muskel ausüben, dürfen sich nach Durchtrennung von zwei oder drei solcher Nerven die Wirkungen nicht potenzieren, sondern entsprechend den vorher erhaltenen Resultaten summieren. Die Annahme wird bestätigt, da sämtliche dl-Muskeln inklusive I is wegfallen. Die dv- und pleuralen Muskeln sind normal entwickelt.

7. *Durchtrennung von $N_2 + N_3$:*

Wurde nur an einem Tier durchgeführt. Da das Ergebnis, wie erwartet, einer Ganglienexstirpation ohne N_1 entspricht, wurden keine weiteren Versuche mehr angestellt.

8. *Durchtrennung von $N_1 + N_2 + N_3$:*

Die Operation hat denselben Effekt wie eine Ganglienexstirpation mit N_1. Die nicht operierte Körperseite dagegen zeigt normale Ausbildung. Dieser Operationstyp wurde deshalb als besonders geeignet für die weiteren Untersuchungen über die Entwicklung der denervierten Muskelanlagen erachtet (Abb. 8).

9. *Durchtrennung des Konnektivs vor N_1:*

Zeigte die gleichen Ausfallerscheinungen im Muskelsystem wie die Durchtrennung des N_1 und wurde deshalb nur an zwei Tieren durchgeführt. Immerhin wurde nochmals bestätigt, dass die Nervenfasern des N_1 aus dem Prothorax-Ganglion stammen.

10. *Durchtrennung des Konnektivs zwischen N_1 und N_2:*

Die Muskeln sind normal ausgebildet. In diesem Abschnitt laufen nur Nervenfasern, welche für die Verbindung der einzelnen Ganglien untereinander und für die Verbindung mit dem Gehirn wesentlich sind. Damit steht dieser Operationstyp ausserhalb des Rahmens dieser Arbeit und wurde deshalb nur an einem Tier durchgeführt. Anzumerken wäre noch, dass ein feines Regenerat zwischen den beiden Konnektivenden entstanden war.

Resultat

Der Nerv N_1 ist notwendig für die Ausbildung von dl_{1a-d}, dl_2 und dl_3, während der N_2 nur für dl_{1e} und I is nötig ist. N_3 ist Hauptnerv für sämtliche dv und pleuralen Muskeln.

TABELLE 1

Ausfall von Muskeln bei Nervendurchtrennung

Operation	dl_{1a}	dl_{1b}	dl_{1c}	dl_{1d}	dl_{1e}	dl_2	dl_3	dv, pv, pd	I is
N_1 . . .	—	—	—	—	+	—	—	+	+
N_2 . . .	+	+	+	+	—	+	+	+	—
N_3 . . .	+	+	+	+	+	+	+	—	+

+ Muskel vorhanden — Muskel fehlt

Der Muskel I is zeigte in 4 von 16 untersuchten Fällen bei Durchtrennung des N_2 eine annähernd normale Ausbildung. Vermutlich ist dies auf eine Reinnervation durch auswachsende Nerven aus den Stümpfen am Ganglion zu erklären. Diese können den Muskel frühzeitig treffen, da er in der Diapausepuppe noch relativ nahe bei der Schnittstelle liegt. Bei Ganglienexstirpation ist er nie ausgebildet, da eine solche Reinnervation ausgeschlossen ist.

In grösserem Rahmen sind nur die Vorgänge im Mesothorax untersucht worden, doch liegen auch einige Angaben über die Innervation im Bereich des Metathorax vor. Die Muskeldefekte im Thorax III durch Ganglienexstirpation im Mesothorax wurden bereits beschrieben. Bei Durchtrennung des N_1 des Ganglions III fallen III dl_{1a} und III dl_2 aus. Der Muskel III dl_3 wurde nicht in die Untersuchung einbezogen, da er schon beim Normaltier selten gesehen werden konnte. Durchtrennung von N_2 des Ganglions III hatte einen Ausfall von III dl_{1b} zur Folge. Der Ausfall von II is bei Durchtrennung von N_2 des Ganglions III bestätigt die Homologisierung mit I is. Dieser ist ebenfalls von N_2 des Ganglions II innerviert.

Vergleich der Resultate mit *A. polyphemus:*

Die Resultate der Denervations-Versuche zeigen eine weitgehende Übereinstimmung mit dem Innervationsschema für *A. polyphemus* wie es von NÜESCH (1954) aufgestellt wurde. Abweichende Ergebnisse ergaben sich für die Innervation der dorso-longitudinalen Muskeln dl_{1a-e}. Bei *A. pernyi* sind die Bündel dl_{1a-d} vom N_1 innerviert, während die Ausbildung des dl_{1e} von der Innervation durch N_2 abhängt. Bei *A. polyphemus* sind die Muskeln dl_{1a} und dl_{1b} vom N_1 innerviert. Die Bündel dl_{1c} und dl_{1d} sind doppelt innerviert durch N_1 und N_2,

wobei auch nur einer der beiden Nerven für eine normale Entwicklung dieser Bündel ausreicht. Der dl_{1e} ist ebenfalls ausschliesslich vom Vorhandensein des N_2 abhängig.

Vergleich der Resultate mit *Periplaneta americana:*

Nervendurchtrennungen, welche gleichzeitig von Teutsch durchgeführt wurden, zeigen wesentlich andere Resultate. Die Wirkungen greifen weit über das direkte Innervationsgebiet hinaus. Die Operation auf der einen Körperseite hemmt nicht nur den denervierten Muskel, sondern auch andere Muskeln im gleichen Segment und zum Teil auch in vorderen Segmenten.

2. *Sauerstoff-Versuch*

Analyse der Wirkungen

Die Versuchstiere entwickeln sich in der normalen Zeitspanne. Die Ausbildung der Genitalien, welche bei einzelnen Tieren durch ein Abdominalfenster beobachtet wurde, verläuft normal. Auch die Ausbildung und Ausfärbung der Schuppen tritt zur normalen Zeit auf. Dies kann durch die helle Stelle der Puppenhülle am Kopf verfolgt werden. Die Tiere ohne grösseren Muskelschaden können sich selbst befreien, während die andern aus der Exuvie befreit werden müssen. Die Ausbildung und Form des Imaginalchitins ist bei ungeschädigten Tieren normal. Bei Tieren mit Muskeldefekten erscheint die erwähnte Eindellung auf dem Scutum des Mesothorax und das Phragma II wird cranialwärts gezogen. Aorta, Extremitäten, Augen, Fühler und sogar das Nervensystem zeigen äusserlich keine Besonderheiten. Ausser der Ausbildung der Muskulatur scheinen keine weiteren Organe von der Sauerstoff-Vergiftung betroffen zu werden.

Vorversuch zur Feststellung der Wirkungsdosis

Die Versuchsserie umfasst 40 Tiere in 12 Gruppen zu je 3—4 Tieren wie Tabelle 2 zeigt.

Tabelle 2

Gruppeneinteilung

Gruppe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Anzahl Tiere	3	4	3	3	3	3	4	4	3	3	3	4
Zeit (h)	15	12	15	9	12	9	6	15	12	6	9	3
Druck (atü)	12	12	8	12	8	8	12	4	4	8	4	12
Dosis (h·atü)	180	144	120	108	96	72	72	60	48	48	36	36

In der Kurve Abb. 7 ist die Anzahl der Tiere mit geschädigtem dl_1-Bündel in Prozenten angegeben in Abhängigkeit vom Produkt aus Druck und Dauer der Sauerstoffexponierung. Die Verwendung dieser Wirkungsdosis scheint aus den Ergebnissen gerechtfertigt. GOLDSMITH und SCHNEIDERMAN (1960) geben ebenfalls an, dass die Kurve für vollständige Schädigung der Muskeln exponentiell verlaufe, d.h. log Druck × log Zeit ist konstant. Für diese Untersuchung dürfte es genügen, das Produkt aus Zeit und Druck als lineare Skala zu verwenden.

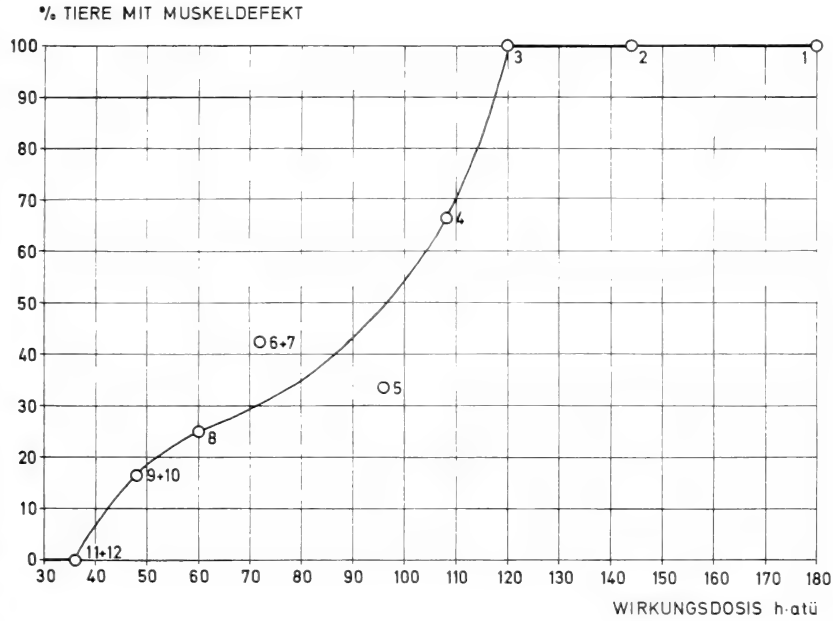


ABB. 7.

Prozentualer Anteil muskelgeschädigter Tiere in Abhängigkeit von der Sauerstoff-Dosis. Die Zahlen 1—12 entsprechen der Gruppeneinteilung nach Tabelle 2.

Es gilt nun nach den Ergebnissen der Vorversuche eine solche Wirkungsdosis zu finden, welche die allgemeine Entwicklung nicht stört und trotzdem die Muskelentwicklung verhindert. Eine Wirkungsdosis von 180 Einheiten scheint die gesamte Entwicklung zu hemmen. Von den drei Versuchstieren überstand nur eines diese starke Vergiftung ohne sichtliche Entwicklungsstörungen. Ein zweites brauchte 2½ Monate bis zum Abschluss der Entwicklung. Das dritte starb innert einer Woche. Ein Todesfall wurde auch in der zweiten Gruppe (144 E) festgestellt. Als Standardwert wurde deshalb die Wirkungsdosis von 120 Einheiten gewählt, d.h. 15 Stunden in 8 atü O_2. Die Versuche hatten zwar ergeben, dass die dv-Muskeln erst bei höherer Wirkungsdosis geschädigt werden. So beschränken sich die Untersuchungen auch hier wieder auf den dl_1-Muskel. Ein näheres Herangehen an die letale Dosis verbietet die Absicht der Untersuchung.

Eingriff während der Diapause

Die 6 Tiere, welche während der Diapause mit Sauerstoff behandelt wurden, zeigen eine verblüffende Ähnlichkeit mit den Tieren der 6. Operationsserie (N_1+N_2). Die Wirkungsdosis reichte scheinbar nicht aus für eine Beeinflussung der dv-Muskeln. Der dl_1-Muskel hingegen ist nur als kleiner Restmuskel vorhanden. Dieser Restmuskel kontrahiert sich bei direkter Stimulation bei zirka 1 Volt. Geprüft wurde sowohl Tetanus bei 50 Reizen pro Sekunde als auch Zuckungen bei 3 Reizen pro Sekunde. Die Reizschwelle entspricht dem normalen imaginalen Muskel. Eine histologische Beurteilung dieser Restmuskeln folgt auf Seite 338.

C. Nerven

1. Nervenschnitt

Die operierte Seite ist weder bei Nervendurchtrennung noch bei Ganglienexstirpation völlig frei von Nerven. Insbesondere aus dem Flügel zieht ein Nervenast mit von der Peripherie her einwachsenden sensiblen Axonen in den Thoraxraum. Da die Verbindung gegen das Ganglion zu unterbrochen worden ist, treten die Nervenfasern aus dem Stumpf aus und verzweigen sich sternförmig nach allen Richtungen des Thorax. Die Grosszahl der Fasern wächst weiter ventralwärts. Sie ziehen ohne eine Verbindung zu finden lateral von der Ganglienkette gegen das Bein zu. Dort spaltet sich das Faserbündel weiter auf und verliert sich ohne präparativ sichtbare Ansatzstellen zwischen den Muskeln und Tracheen des Beines. Wesentlich für die Untersuchung ist, dass in keinem Falle eine Verbindung mit den Ganglien zustande kommt. Das eben angedeutete Problem einer eventuellen Reinnervation verlangt trotzdem noch eine eingehendere Untersuchung.

Zentraler Nervenstumpf

Zur Prüfung der Regenerationsfähigkeit wurde bei einem Diapausetier der Vorderflügelnerv durchgeschnitten und nach 10 Tagen eine Vitalfärbung mit Leukomethylenblau durchgeführt. Ein sehr kleines Regenerat konnte festgestellt werden. An der Schnittstelle zeigt die Nervenhülle eine Verdickung in der drei Auswüchse sichtbar sind. Die Länge dieser Regenerate beträgt zirka 0,1 mm.

Die kleine Wachstumsgeschwindigkeit dürfte die Nerven daran hindern, lateral liegende Muskelanlagen innert nützlicher Frist zu erreichen. Diese müssten in relativ kurzer Zeit reinnerviert werden, wenn noch ein spürbarer Einfluss erfolgen sollte. Für näher liegende Muskelanlagen, welche von der Denervation betroffen werden, ist die Wahrscheinlichkeit für eine wirksame Reinnervation

grösser. Bereits erwähnt wurde die Reinnervation des I is Muskels nach Nervendurchtrennung. Auf Reinnervation durch den zentralen Nervenstumpf dürfte auch die teilweise überraschend kräftige Ausbildung der vl-Muskeln zurückzuführen sein. Sie setzen oft an den verschiedensten Stellen des Skelettes an und entziehen sich deshalb einer allgemeinen Beschreibung. Ihre ungeordnete Lage erklärt sich durch den von ventral durchgeführten Eingriff.

WILLIAMS (1953) und NÜESCH (1957) stellten ebenfalls Reinnervation fest. Nach Entfernung aller Ganglien wurden mehrere Ganglien reimplantiert. Dadurch entstanden in den Imagines ungeordnete Muskelzüge. BODENSTEIN (1955) zeigt an *Periplaneta americana*, dass ein hoher Prozentsatz von Nerven regeneriert. Zum Teil wird sogar die Funktion von Muskeln wieder hergestellt (GUTHRIE 1962).

Peripherer Nervenstumpf

Durch den Nervenschnitt werden sämtliche motorischen Axone von ihren Kernen im Ganglion getrennt. Sie degenerieren nach den Untersuchungen von HESS (1960) bei *Periplaneta* im Verlauf von 2—6 Tagen. Die durchgeschnittenen sensiblen Axone haben aber ihre Zellkörper peripher und regenerieren deshalb zentralwärts. Es ist auch zu vermuten, dass zusätzliche Nervenfasern von der Peripherie her einwachsen. Sie werden durch den Nervenschnitt während der Diapause noch nicht berührt. Auch während der Entwicklung durchgetrennte Nervenfasern regenerieren. Diese sensiblen Fasern sind die anfangs erwähnten, strahlenförmig ausschwärmenden Fasern. Ein Teil dieser Fasern zieht oft in Richtung der dl_1-Restmuskeln und verästelt sich auf diesen. Diese Beobachtung stammt vorwiegend aus der Operationsserie 1 (Abb. 25).

Da die Leukomethylenblau-Färbung misslang, wurden einige Totalpräparate nach WEIGERT gefärbt. Bei dieser Färbung konnten natürlich keine Endstellen im Sinne einer Endplatte gefunden werden. Trotzdem zeigen die Bilder, dass es sich nicht nur um die degenerierten Nervenhüllen der geschnittenen Nerven handelt, da eine andere Aufteilung vorliegt als im normalen Tier. Individuen, bei welchen ein grosser Teil der Nervenfasern zum Restmuskel zieht, zeigen auch immer einen relativ grossen Restmuskel. Andererseits ist nie eine Degeneration der Muskelanlage bis zum völligen Schwund nachzuweisen. Wenn auch präparativ keine Muskelfasern mehr gefunden werden konnten, liessen sich bei der histologischen Untersuchung immer Muskelfasern nachweisen. Ob auch an diesen Fasern Nerven ansetzen, konnte nicht entschieden werden. In allen Fällen sind die Restmuskeln kontraktionsfähig. Daraus darf jedoch nicht mit Sicherheit auf eine Innervation geschlossen werden. Nach den Untersuchungen von CASE (1956) an *Periplaneta* bleibt die Kontraktionsfähigkeit denervierter Stigmenmuskeln erhalten.

Im Gegensatz zu den Untersuchungen von BODENSTEIN (1955) an *Periplaneta* kann zusammenfassend gesagt werden, dass eine Reinnervation lateral liegender Muskelanlagen (z.B. dl_1) durch zentrale Fasern ausgeschlossen ist. Dies gilt aber nicht für eine Reinnervation durch periphere, also sensible Fasern. Nach SINGER (1954) haben sensible Fasern bei Wirbeltieren regenerative Wirkung. Auch FINLAYSON (1956), NEEDHAM (1953) und ŞUSTER (1933) schliessen eine sensible Reinnervation denervierter Muskelanlagen nicht aus.

Wie bereits angemerkt wurde, misslangen die Versuche denervierte Muskeln anschliessend von zentral her zu reinnervieren. Wahrscheinlich würde dies einen feststellbaren Effekt auf die Muskelanlage ausüben. Technisch wurde die Frage folgendermassen angegangen: Hinterflügelnerv und Vorderflügelnerv wurden durchschnitten. Die Schnittstellen — peripherer Teil des Hinterflügelnervs und zentraler Teil des Vorderflügelnervs — wurden mit einem Drahtfaden von 0,03 mm Durchmesser möglichst nahe zusammen fixiert. Mindestens in einem Falle wurde dadurch eine Verbindung zwischen Hinterflügelnerv und Ganglion II erreicht. Trotzdem fehlen auch in diesem Falle die Muskeln des Thorax III. Vermutlich sind sensible Fasern ins Ganglion II eingewachsen und stellten so die Verbindung her. Die eigentliche Absicht bei dieser Versuchsserie war also nicht erreichbar.

Ein Nebenergebnis scheint dagegen erwähnenswert. Um eine lange Regenerationsfrist zu gewähren, wurden für diese Versuche nicht unterkühlte Diapause-Puppen verwendet. Die Zeit zwischen dem Eingriff und dem Schlüpfen der Imago beträgt somit über 3 Monate. In dieser Zeit haben die aus dem Vorderflügel-Nervenstumpf einwachsenden sensiblen Fasern Gelegenheit, an vorhandenen Muskelanlagen anzusetzen. Diese werden während der Entwicklung zu einem Wachstum angeregt. Die Tiere zeigen deshalb vermehrt wirr durcheinandergewachsene Muskelfaserzüge an beliebigen Ansatzstellen. Als extremstes Beispiel für eine solche Ansatzstelle sei hier das Hüllgewebe um den zur Operation verwendeten Draht genannt.

2. *Sauerstoff-Versuch*

Das Nervensystem der Sauerstoff-Tiere zeigt keine präparativ erfassbaren Unterschiede gegenüber der Normalentwicklung. Schnittserien durch die Thoraxganglien zeigen mit Hämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt keine Unterschiede zu normalen Ganglien. Möglicherweise ist die angewandte Färbemethode ungenügend.

D. FETTKÖRPER

1. *Nervenschnitt*

Im Normalfall liefert der Fettkörper die Aufbaustoffe für die starke Massenzunahme der Muskulatur. Da sich die denervierte Muskelanlage kaum entwickelt, wird der Fettkörper der operierten Seite nicht benötigt.

In der ersten Zeit der Entwicklung trennen sich die Fettkörperzellen aus dem festen Verband heraus. Die einzelnen Zellen können jetzt unterschieden werden, zeigen aber keine Änderung in der Struktur ihrer Einschlüsse. Erst am 9.—12. Tag erfolgt der Zerfall der einzelnen Zellen. Die Zerfallsprodukte gelangen zum Teil bis in die Faserzwischenräume. Soweit erfolgt der Fettkörperumbau auf der denervierten und der Kontrollseite ungefähr gleich.

Auf der Kontrollseite zerfallen alle Fettkörperzellen. Nach dem 15. Tag können keine mehr gefunden werden. Ihr Inhalt wird von den Transportleucocyten phagocytiert. Auf der denervierten Körperseite bleiben die Fettkörperzellen bis zum 15. Tag unverändert. Erst am 18. Tag hat sich ihr Aussehen gewandelt. Die Grösse der Vakuolen nimmt erheblich zu. Sie erfüllen die Zellen wie Schaumblasen. Das dünne Plasma um die Vakuolen enthält nur noch wenige schollige Einschlüsse. Am Schlüpftag kann dieses stark vakuolisierte Fettkörpergewebe dann auch präparativ festgestellt werden. Es füllt als schwammige Masse die Lükken um Restmuskeln und Tracheen (Abb. 28).

Die Fettkörperzellen bleiben also am angestammten Ort liegen. In der Normalentwicklung werden die gespeicherten Stoffe durch Transportleucocyten an den Verbrauchsort gebracht. Auf der denervierten Seite finden sich entsprechend noch vollbeladene Transportleucocyten, deren Aufbaumaterial nicht verwendet werden konnte.

2. *Sauerstoff-Versuch*

Der Fettkörper ist wie nach Denervation vorhanden, da er ebenfalls nicht für den Muskelaufbau verbraucht wird. Die charakteristischen grossen Fettvakuolen geben dem Gewebe, nach Herauslösen des Fettes im Alkohol, das erwähnte schaumige Aussehen.

E. Tracheen

Nach der Untersuchung des Skelettes wurde erwartet, dass auch die Tracheen als epidermale Struktur von der Innervation unabhängig seien. Dies kann nur für die Haupttracheen bestätigt werden, welche direkt von den Stigmen abgehen (Abb. 8).

Es zeigte sich: Je kleiner der Restmuskel des dl_1 ist, umso weniger teilt sich der Tracheenstamm auf. Die Äste verengern sich kurz nach einem weiten, blasigen Abschnitt und enden in den Restmuskel oder blind im Thorax. Die Deformation scheint jedoch nicht direkt von der Nervendurchtrennung verursacht. Ist ein grosser Restmuskel vorhanden, bilden sich vermehrt Tracheenäste aus. Die Muskulatur bildet die Grundlage für eine feinere Aufteilung.

Diese Feststellung widerspricht den Untersuchungen von Smith (1964) nur scheinbar. Seine Untersuchungen, die eine reiche Tracheenversorgung reduzierter

Muskeln ergaben, wurden an flugunfähigen Coleopteren durchgeführt. Hier sind die Tiere experimentell geschädigt. Es findet keine Reduktion vorhandener Organe statt, sondern die feineren Tracheenäste entstehen erst während der Entwicklung aus Tracheoblasten. Die Grundstruktur wird aus der Puppe über-

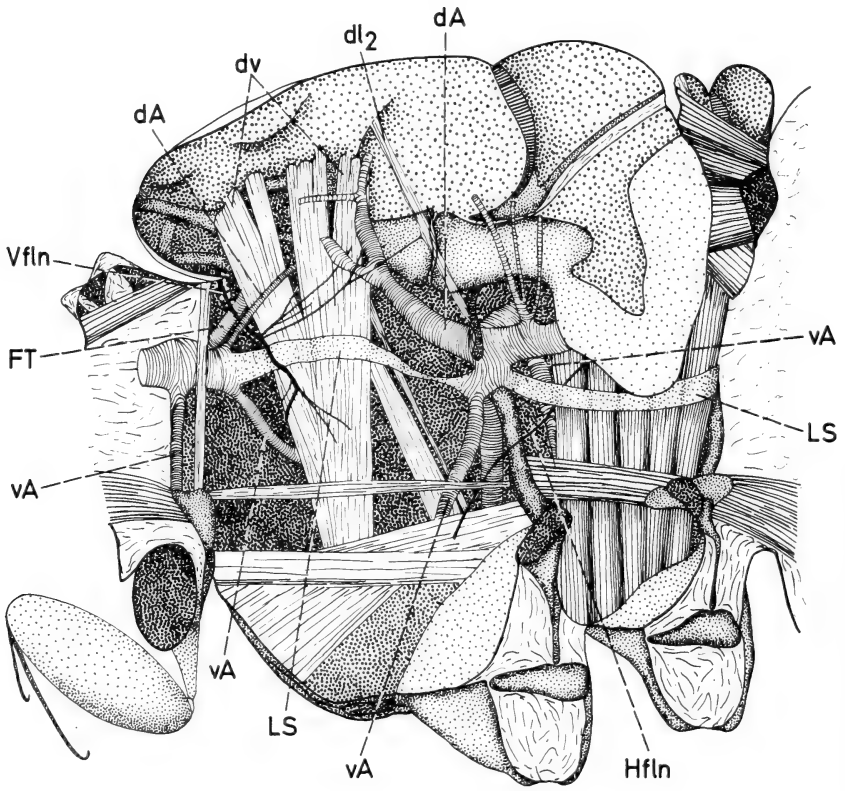


ABB. 8.

Tracheensystem der denervierten Seite. Mediane Ansicht nach Entfernen der dl_1-Restmuskeln. Im Mesothorax ungeordnete, ventrale Muskelfasern. B_1 durch Operation geschädigt. Phragma ausnahmsweise in Normallage. 10-fach vergrössert.

dA dorsaler Ast
dl_2 Restmuskel zwischen Scutum und Postnotalhaken
dv Restmuskel zwischen Scutum und B_2
FT Flügeltrachee
Hfln Hinterflügelnerv
LS Längstracheenstamm
vA ventraler Ast
Vfln Vorderflügelnerv von peripher eingewachsen.

nommen, muss aber wesentlich erweitert werden. LEMPPENAU (1961) findet bläschenförmig aufgetriebene Tracheenstücke nach Durchtrennung von Tracheen, welche zur Flügelanlage der Larve von *A. pernyi* führen. Die Tracheen dedifferenzieren sich bei unterbrochenem Kontakt zur Flügelanlage. Elektronenmikroskopische Untersuchungen, welche von NÜESCH und BIENZ (in Vorbereitung) an

denervierten Muskeln von *A. polyphemus* durchgeführt wurden, ergaben eine interessante Parallele im submikroskopischen Bereich. Die untersuchten Muskelfasern besitzen keine Tracheolen.

In den Schnittserien denervierter Muskeln lassen sich dichte Zellverbände finden, in deren Mitte eine gelbe, nicht färbbare Masse liegt. Es dürfte sich dabei um Agglomerate von Tracheoblasten handeln, welche ihrer Aufgabe gemäss Chitin ins Innere abscheiden. Die Tracheoblasten erreichen ihren normalen Funktionszustand, nicht aber eine normale Differenzierung.

Ähnliche Tracheoblastengruppen findet LEMPPENAU (1961) nach Isolation von Tracheenstücken im 2. und 3. Raupenstadium.

2. *Sauerstoff-Versuch*

Wie nach Denervation bleibt die Tracheenausbildung hinter der normalen Ausbildung zurück. Auch hier sind Tracheoblastengruppen mit einer Chitinperle im Innern vorhanden. Ihr Auftreten beweist, dass es sich nicht um bei der Operation eingeschleppte Epidermiszellen handelt. Bei Sauerstoffbehandlung wurden die Tiere nicht verletzt.

6. ENTWICKLUNG DENERVIERTER MUSKELN

A. DENERVATION IN DER DIAPAUSE

1. *Nervenschnitt*

Bei allen 43 untersuchten Tieren wurden die Nerven N_1, N_2 und N_3 der rechten Körperseite während der Diapause durchtrennt (Abb. 3). In Intervallen von drei Entwicklungstagen wurden sie in CO_2-Narkose sagittal halbiert und in Ringerlösung entblutet. Danach wurden sie mit alkoholischem Bouin fixiert. In vielen Fällen stimmt die Zahl der postoperativen Tage mit dem Entwicklungsstadium überein. Entwicklungsverzögerungen von bis zu zwei Tagen bei jüngeren Stadien (vor dem 9. Tag) und bis zu 5 Tagen bei älteren Stadien (über 9. Tag) wurden toleriert. Tiere, deren Kontrollseite gegenüber der Normalentwicklung differierte, wurden nicht beurteilt. Dadurch blieben noch 36 Tiere verteilt auf 6 Gruppen von 3 bis 9 Tieren. Zusätzlich wurden 5 Imagines histologisch untersucht.

Die Faserdicke wurde jeweils an Querschnitten der Restmuskeln von 2 Tieren aus je 20—40 Messungen ermittelt (Abb. 6). Die Abbildungen zeigen immer Tiere mit relativ kräftigen Restmuskeln, welche präparativ dargestellt werden konnten. Bei 12 Tieren ermöglichte erst der gefärbte Schnitt den Nachweis eines Restmuskels.

3. Entwicklungstag

Die typische Schwellung der Muskelanlage an der Innervationsstelle verstreicht. Die Lage der gesamten Muskelanlage bleibt unverändert. Auch die Höhe der Muskelanlage bleibt vorläufig gleich.

Die Unterschiede zwischen einer innervierten und einer denervierten Muskelanlage können in histologischen Präparaten noch kaum erkannt werden. Ansätze zu Differenzen wurden erst gefunden, nachdem die späteren Veränderungen bekannt waren.

Häufig finden sich langgestreckte Kerne (18—20 μ). Sie können von larvalen Kernen nicht unterschieden werden, sind aber häufiger als in der Diapausepuppe. Es handelt sich vermutlich um langgestreckte, imaginale Kerne, die auch bei der Normalentwicklung auftreten. Im denervierten Muskel sind sie zahlreicher. Auf einen quantitativen Vergleich durch Auszählen wurde verzichtet, da alle Übergänge zwischen den eher rundlichen und den mehr länglichen Kernen zu finden sind. Bis zum 6. Tag zeigt sich die Zunahme ohnehin so stark, dass kein Zweifel mehr möglich ist. Die Feulgenfärbung zeigt bei der Prüfung auf pyknotische Kerne stark verklumptes Kernmaterial. Auch auf der Kontrollseite finden sich vereinzelt solche Chromatinklumpen. Eine Verschleppung im Blutstrom ist nicht ausgeschlossen. Auch hier werden die Verhältnisse erst am 6. Tag eindeutig.

Die einzelnen Faserstränge haben sich noch nicht voneinander getrennt. Dies zeigt sich bei Faserdickenmessungen, welche mit 4,3 μ (2—6 μ) über dem normalen Durchmesser am 3. Tag liegen. Auch auf der Kontrollseite geschieht die Trennung erst im Innervationsgebiet. Die normal innervierte Muskelanlage zeigt immer ein zentrifugales Entwicklungsgefälle, d.h. an der Innervationsstelle ist die Differenzierung weiter fortgeschritten. Die denervierte Muskelanlage entwickelt sich in ihrer ganzen Länge gleichförmig.

Bis zum 3. Tag verzögert die Denervation die ersten Differenzierungsvorgänge im Muskel. Im übrigen entwickelt sich die denervierte Thoraxhälfte bisher wie die Kontrollseite. Freie Myoblasten werden häufig in mitotischer Teilung getroffen. Der noch feste Fettkörper liegt um die Muskelanlage und ist von vielen Leucocyten umgeben. Die larvalen Muskelfasern werden weiter abgebaut.

Auch am 4. Tag zeigen Längsschnitte dasselbe Bild. Die langgestreckten Kerne sind deutlicher geworden. Im Extremfall erreichen sie bis zu 120 μ. Solche Riesenkerne können in der innervierten Muskelanlage nie getroffen werden.

6. Entwicklungstag

Schon bei der Präparation ergeben sich deutliche Unterschiede zwischen einer denervierten Muskelanlage und der normalen Entwicklung. Die denervierte Muskelanlage ist zwar ebenfalls gegen median eingeschwenkt, ist aber nicht grösser als die Anlage bei der Diapausepuppe.

Die Aufteilung in 5 Bündel unterbleibt. Ansätze dazu können höchstens im Querschnitt vermutet werden. Die Verdickung der Bündel an der Innervationsstelle fehlt.

Die Fasern sind enggepackt. Die normale Aufspaltung wird gehemmt. Ihre Dicke, soweit sie durch Schätzungen an günstigen Stellen ermittelt werden konnte, nimmt wie bei der Normalentwicklung vorläufig nicht zu (4,3 μ / 2—8 μ). Einen deutlichen Unterschied zeigen die Kerne (Abb. 16). In der Normalentwicklung werden in diesem Stadium nur wenige langgestreckte Kerne getroffen. Hier finden sie sich in grosser Zahl. Dafür können nur selten Kernreihen gefunden werden, da diese durch amitotische Teilung aus den langgestreckten Kernen entstehen. An einzelnen langen Kernen bilden sich die ersten Einschnürungen. Eine vollständige Durchschnürung gelingt nicht. Die amitotischen Kernteilungen, welche die Grundlage für die gewaltige Kernvermehrung bilden, sind gestört. Einzelne dieser unvollständig geteilten Kerne zeigen im Innern Klumpen von Chromatin. Eine Prüfung auf pyknotische Kerne durch die Feulgenreaktion zeigt noch deutlicher eine grosse Zahl von stark färbbaren, geballten Kernresten. Diese Kerntrümmer werden von Transportleucocyten phagocytiert. Es scheint sich um dieselben Zellen zu handeln, welche auch in den Umbau des Fettkörpers eingreifen. Sie beteiligen sich auch hier nicht aktiv an der Gewebeauflösung, sondern nehmen nur bereits in Auflösung begriffene Teile auf. Da sie sich frei im Blutstrom bewegen können, finden sich vereinzelt Transportleucocyten mit feulgenpositiven Körnern auf der Kontrollseite. Hier liegen aber keine pyknotischen Kerne in den Fasern.

Zusammenfassend darf gesagt werden, dass die amitotische Kernteilung verzögert wird, pyknotische Kerne vorkommen, die mitotische Teilung der freien Myoblasten aber ungestört weitergeht.

9. Entwicklungstag

Die Muskelanlage hat sich verglichen mit der Anlage in der Diapausepuppe eher verkleinert. Sie liegt aber in der normalen Lage median neben der Aorta (Abb. 18).

Über längere Strecken haben sich die Fasern nicht oder nur unvollständig getrennt. Im Innern dieser unklar gesonderten Stränge beginnen sich trotzdem Myofibrillen zu differenzieren. Sie liegen als kleine Bündel längs der Faser. Die Faserdicke kann wegen der unvollständigen Trennung schlecht gemessen werden. Sie bewegt sich zwischen 3—13 μ (Mittel: 7,8 μ). Das sind nur etwa zwei Drittel des normalen Faserdurchmessers am entsprechenden Entwicklungstag.

Kernreihen scheinen am 8. Tag spärlich zu entstehen. Es fällt aber schwer zu entscheiden, ob die Durchschnürung immer vollständig ist. Vielen langgestreckten Kernen scheint die Durchschnürung nicht gelungen zu sein. Sie sind stark

gequollen und oft deformiert. Andere sind pyknotisch (Abb. 20). Die Phagocytose von zerfallenem Kernmaterial ist in vollem Gange. Phagocytierende Transportleucocyten liegen überall in Gewebelücken. Die Kerne nehmen wegen der geringen Faserdicke das ganze Faservolumen ein, während sie in der Normalentwicklung bereits peripher zu liegen kommen. Mitosen erfolgen nur ausserhalb der Fasern in freien Zellen. Ob es sich dabei um Myoblasten, Tracheoblasten oder Blutzellen handelt, kann nicht mehr entschieden werden.

12. Entwicklungstag

An der cranialen Ansatzstelle des Restmuskels zeigt sich die charakteristische Eindellung des Mesotergits, welche schon am 9. Tag beginnt. Die irreversible Verformung erfolgt nun durch die beginnende Abscheidung von Imaginalchitin. Zugleich tritt auch eine Kontraktionsfähigkeit der vorhandenen Fasern auf. Reizstärke und Reaktion entsprechen dem 9. Tag der Normalentwicklung. Die wenigen Muskelfäserchen besitzen jedoch nicht die Kraft um das ganze Tergum hochzuwölben. Dellenbildung und Kontraktionsfähigkeit treten gleichzeitig auf. Daraus wird auf einen kausalen Zusammenhang geschlossen. Die Kontraktionsfähigkeit der Fasern kann auch im histologischen Längsschnitt an fixierten Kontraktionswellen erkannt werden (Abb. 24).

Entsprechend der Funktionsentwicklung ist auch der Aufbau der histologischen Strukturen weitergeschritten. Bei normaler Entwicklung ist die Querstreifung schon am 10. Tag im Lichtmikroskop sichtbar. Im denervierten Muskel lässt sich die Querstreifung erst am 11. Tag mit Hilfe des Phasenkontrastes nachweisen. Am 12. Tag können Q-Streifen und Z-Membran bereits mit der normalen Querstreifung verglichen werden. Sarcoplasma und Sarcolemm sind von den normalen Strukturen nicht zu unterscheiden. Die Faserdicke beträgt durchschnittlich 5,9 μ (3—10 μ). Die Sarcomerenlänge ist nur wenig kürzer als im normalen Muskel (Abb. 22).

Auffällig weichen die Kerne von der normalen Struktur ab. Trotz der bereits vorhandenen Querstreifung liegen sie zum Teil im Faserinnern. Sowohl grosse, langgestreckte als auch normale, imaginale Kerne bleiben zwischen den Myofibrillen.

In den Transportleucocyten können keine feulgenpositiven Körner mehr gefunden werden.

15. Entwicklungstag

Der Restmuskel bleibt kleiner als die Diapausen-Anlage, obwohl die Faserdicke zugenommen hat. Ihr Durchmesser schwankt zwischen 8 und 23 μ (Mittel: 14,1 μ). Diese Zunahme muss nicht ein echtes Wachstum sein, sondern könnte aus der erwähnten Verkürzung resultieren. Die Querstreifung ist weiter differen-

ziert. Eine H-Linie erscheint und eine I-Linie flankiert die Z-Membran (Abb. 24). Tetanische Kontraktion erfolgt nun bei einer Reizung mit 15 V bei 50 Reizen pro Sekunde. NÜESCH (1965) erreichte eine tetanische Kontraktion des normalen Muskels am 12. Tag schon bei 6 V. Die Fasern bleiben unvollständig getrennt. Die Kerne liegen teilweise im Faserinnern. Auch langgestreckte Kerne bleiben vereinzelt erhalten. Allgemein sind weniger Kerne vorhanden als bei der normalen Muskelfaser im selben Entwicklungsstadium.

18. Entwicklungstag

Es sind keine Veränderungen der Muskelfasern mehr zu erkennen. Ihr Durchmesser beträgt im Mittel 10,7 μ (5,2—21 μ). Transportleucocyten in ursprünglicher Grösse (6—10 μ) sind im Gegensatz zur Normalentwicklung noch häufig. Das Aufbaumaterial scheint nicht verbraucht worden zu sein.

21. Entwicklungstag (Imago)

Die Querschnittsfläche der Restmuskeln beträgt nur zirka ¼ % der normalen Ausbildung (0,024 mm²). Die Summe der Querschnitte aller 5 Muskelbündel ergibt beim normalen Muskel 9,57 mm².

Der durchschnittliche Faserdurchmesser beträgt 18,5 μ (5—34 μ / n = 5) gegenüber 55,5 μ auf der Kontrollseite. Die Faserzahl bleibt mit 84 Fasern im Durchschnitt weit hinter dem Normalmuskel zurück, der aus über 3000 Fasern besteht. Eine Berechnung der gebildeten Muskelmasse ergibt, dass der denervierte Muskel nur aus zirka 0,35 % der normalen plasmatischen Muskelmasse besteht. Die Querstreifung der Fasern ist normal imaginal, die Sarcomerenlänge leicht verkürzt. Die Fasern sind streckenweise nicht voneinander getrennt. Einige Kerne liegen innerhalb der Faser. Andere Kerne bleiben langgestreckt (Abb. 27, 29).

Wieder fällt die spärliche Kerndichte auf gegenüber dem Kernreichtum der normalen Muskelfaser. Eine Zusammenstellung soll vorerst die Verhältnisse von Kernzahl und Plasmamenge zeigen:

Kernzahl der Diapausepuppe: im Minimum 34'500 Kerne (n. EIGENMANN)
Kernzahl der Imago: 3'600'000 (n. EIGENMANN)
Kernzahl des Restmuskels: 14'000 (Berechnung)
Querschnittsfläche der Diapausepuppe-Anlage: 0,29 mm²
Querschnittsfläche des imaginalen Muskels: 9,57 mm²
Querschnittsfläche des Restmuskels: 0,024 mm²

Dieser Vergleich bestätigt die Beobachtung der Kernpyknose und der verzögerten Kernvermehrung durch Amitosen. Einer 100-fachen Kernvermehrung und 33-fachen Flächenzunahme bei der Normalentwicklung steht ein 2½-facher

Kernverlust und eine 10-fache Flächenabnahme beim denervierten Muskel gegenüber.

Kern-Plasma-Relation:

Kernvermehrung und Plasmawachstum stehen normalerweise in einem konstanten Verhältnis. Dieser Gedanke führte zu einer Überprüfung der Kern-Plasma-Relation bei den Muskelfasern.

Die Auszählung der Kerne bezogen auf eine bestimmte Muskelfaserlänge (100 μ) ergab bei denervierten Fasern im Mittel 5,4 Kerne, während in der Normalfaser 34 Kerne ermittelt wurden. Die Kerne liegen in ungefähr gleichen Abständen im Sarcoplasma der Muskelfaser, vereinfacht und geometrisch betrachtet im Mantel eines Zylinders. Da die Faser nicht zellulär strukturiert ist, hat jeder Kern einen durch die Diffusionsgeschwindigkeit begrenzten Einflussbereich.

Aus dieser Annahme lässt sich ableiten, dass die Summe all dieser Einflussbereiche die plasmatische Masse darstellt, welche von einer bestimmten Kerngruppe gesteuert wird. Eine mathematische Formulierung dieser Kern-Plasma-Relation führt für den Fall einer Muskelfaser zur folgenden Berechnungsmöglichkeit:

$$\frac{\text{Kernzahl pro 100 } \mu \text{ Faserlänge}}{\text{Faservolumen bei 100 } \mu \text{ Länge}} = \frac{\text{Kernzahl}}{\pi \cdot r^2 \cdot 100} = \text{konstant} = K_n$$

Vorausgesetzt wurde, dass alle Kerne dasselbe Volumen aufweisen. Tabelle 3 gibt die Resultate für Muskelfasern der Kontrollseite bei drei Tieren.

TABELLE 3

Kern-Plasma-Relation der Muskeln der Kontrollseite.
Bei der Faserdicke wird das arithmetische Mittel und die Variationsbreite angegeben.

Op.-Nr.	Kernzahl/100 μ	Faserdicke in μ	1 Kern/μ³
188	37,4	61,5 / 49—78	7943
194	37,2	57,0 / 46—66	6859
195	27,0	47,9 / 36—67	6680
Mittel			7127

Die Kern-Plasma-Relation ist für Gewebe im gleichen Differenzierungszustand ungefähr gleich. Denervierte Restmuskeln aus Imagines zeigen einen imagi-

nalen Differenzierungszustand. Diese Fasern sollten folglich eine gleiche Kern-Plasma-Relation zeigen:

$$\text{Postulat: } K_{\text{normal}} = K_{\text{DP denerviert.}}$$

Tabelle 4 gibt die Resultate für Muskelfasern aus 5 Imagines. Die Muskelanlagen wurden in der Diapause denerviert.

TABELLE 4

Kern-Plasma-Relation der Muskeln DP-denervierter Tiere.
Bei der Faserdicke wird das arithmetische Mittel und die Variationsbreite angegeben.

Op.-Nr.	Kernzahl/100 μ	Faserdicke in μ	1 Kern/μ^3
188	5,85	18,5 / 13—34	4592
194	7,98	23,8 / 20—26	5572
195	2,06	11,0 / 5—26	4611
202	3,38	15,7 / 5—26	5724
207	7,65	23,3 / 18—31	5570
Mittel			5214

In Anbetracht der grossen Schwankungsbreite von Kernzahl und Faserdurchmesser, weichen die beiden Relationen wenig voneinander ab:

$$K_n = 1/7127 \sim K_{DP\,d} = 1/5214.$$

Es scheint, dass verschiedene Faktoren das Dickenwachstum der Fasern hemmen. Dies lässt sich aus den allgemein kleineren Werten in Tabelle 4 vermuten:

$$K_n = 1/7127,\ K_{DP\,d} = 1/5214.$$

Einer dieser Faktoren dürfte wohl die mangelhafte Ausbildung der Tracheenversorgung sein.

Im Anschluss an diese Feststellungen wurde versucht, die Kernplasmarelation der einzelnen Entwicklungsstadien zu bestimmen. Am 9. Tag beträgt das Verhältnis ungefähr 1 Kern pro 800 μ^3. Das berechnete Verhältnis kann nicht mit der imaginalen Kern-Plasma-Relation verglichen werden. Die Kernvermehrung eilt am Anfang der Entwicklung dem Plasmawachstum voraus. Die Faserdicke nimmt erst gegen das Ende der Entwicklung stärker zu, bis das imaginale Verhältnis erreicht ist.

Diese Verschiebung des Kern-Plasma-Verhältnisses ist eine Erscheinung, die bei allen Geweben während der Entwicklung auffällt. Embryonale Zellen zeigen immer ein relativ grosses Kernvolumen. Beim Vergleich mit andern imaginalen Geweben zeigt der imaginale Muskel eine auffallend geringe Kerndichte. Ein Plasmavolumen von 5000—7000 μ^3 pro Kern scheint erstaunlich hoch. Dieses Volumen besteht aber nicht nur aus plasmatischer Grundsubstanz, sondern auch aus ausdifferenzierten Myofibrillen. Wenn das Volumen der Myofibrillen vom Faservolumen abgezählt wird, erreicht die Kernplasmarelation eine ähnliche Grösse wie bei den übrigen imaginalen Zellen.

2. *Sauerstoff-Versuch*

Die Ganglien werden, soweit die Untersuchung gehen konnte, nicht zerstört oder beschädigt. Trotzdem wurde eine anatomische Ähnlichkeit zwischen denerviertem und mit Sauerstoff behandeltem Muskel festgestellt. An Stichproben wurden histologische Untersuchungen durchgeführt, um abzuklären, ob die Sauerstoff-Vergiftung eventuell am Muskel direkt angreift.

2. Entwicklungstag

Die Verdickung der Muskelanlage an der Innervationsstelle ist verschwunden. Die Myoblasten zwischen den Fasern teilen sich mitotisch. Die Feulgenfärbung zeigt pyknotische Kerne. Kernpyknose wurde aber auch bei denervierten Muskelanlagen festgestellt.

5. Entwicklungstag

Die Mitosen verlaufen ungestört. Dagegen zeigen sich viele langgestreckte Kerne (Abb. 32). Auch nach Sauerstoffvergiftung finden kaum Amitosen statt. Die Feulgenfärbung zeigt viele Kernpyknosen. Transportleucocyten tauchen auf.

16. Entwicklungstag

Die Querstreifung differenzierte sich in den relativ dünnen Fasern normal. Pyknotische Kerne sind selten. Mitosen laufen in freiliegenden Zellen ab.

21. Entwicklungstag (Imago)

Die Fasern sind kontraktionsfähig. Tetanische Kontraktion bei 50 Reizen pro Sekunde und Zuckungen bei 3 Reizen pro Sekunde erfolgen bei 1 V Spannung. Der Restmuskel besteht aus etwa 140 Fasern (22—357) von durchschnittlich 23,8 μ Durchmesser. Daraus berechnet beträgt die Muskelmasse 0,066 mm², d.h. 1,45%

der imaginalen Muskelmasse. Verglichen mit den Nervenoperationen scheinen die Werte hoch. Die Tiere wurden vor dem Eingriff 30 Stunden im Wärmeschrank bei 25° C gehalten, um die Atmung zu steigern. In dieser Zeit dürfte bereits ein Einfluss der Nerven erfolgt sein. Die Kerne liegen zum Teil im Faserinnern. Die Fasern sind unvollständig getrennt, aber quergestreift (Abb. 33).

Zusammenfassend darf gesagt werden, dass die Entwicklung nach Sauerstoff-Vergiftung nicht von der Entwicklung nach Denervation unterschieden werden kann. Es scheint daher unwahrscheinlich, dass die Muskeln direkt betroffen werden.

B. Denervation während der Entwicklung

a. *Untersuchung als Imago*

1. Nervenschnitt

Die folgenden Operationsserien dienen der Prüfung, wann ein Nerveneinfluss während der Entwicklung wirksam und notwendig ist. In der vorhergehenden Serie wurden alle Tiere während der Diapause operiert. Dabei blieb offen, wie sich eine Denervation in späteren Stadien auswirkt. Diese Untersuchungen wurden schon von Nüesch (1957) an *A. polyphemus* begonnen. Es gelang durch Vereinfachung des Eingriffs im Bereich des kritischen 9. Tages erfolgreiche Operationen durchzuführen. Eine einfache Ganglienexstirpation bietet diese Möglichkeit. Sie erlaubt eine Operation unter geringem Blutverlust und ohne starkes Zerteilen des Fettkörpers. Muss dieser zerlegt werden, überschwemmt sein aufgelöster Inhalt das Operationsgebiet. Damit wird ein definierter Eingriff verunmöglicht. Die losgelösten Fettkörperklumpen verstopfen wahrscheinlich die Zirkulationsräume der Haemolymphe, was zum Tode des Tieres führt. Um diese Gefahr zu reduzieren, muss ein Nachteil in Kauf genommen werden. Bei Ganglienexstirpation fehlt die Kontrollmuskulatur im gleichen Individuum. In einer ersten Serie wurden Tiere verschiedener Entwicklungsstadien denerviert. Erst nach dem Erreichen der Schlüpfreife wurden sie von der Puppenhülle befreit und untersucht. Die Ergebnisse sind in Tabelle 5 zusammengestellt.

Die 5 Muskelbündel sind in allen Fällen erkennbar. Eine Ausnahme bildet das am 2. Tag operierte Tier. Die Bündel sind je nach Operationstermin mehr oder weniger stark ausgebildet. Die histologische Untersuchung zeigte eine normale Querstreifung und Differenzierung. Unterschiede gegenüber der Normalentwicklung sind wiederum auf Faserdicke und Faserzahl beschränkt. Die Untersuchungen wurden innerhalb einer geschlossenen Gruppe von zugekauften Tieren durchgeführt. Die Faserdickenmessungen erfolgten an Querschnitten und nicht wie üblich an Totalpräparaten. Beim Vergleich mit den bereits erwähnten Resultaten ist dies zu berücksichtigen.

TABELLE 5

Imaginale dl_1-Muskeln nach Denervation während der Entwicklung

Operations-stadium	Anzahl gemessener Tiere	Faserzahl	Faserdicke in µ	Muskelmasse in mm²	% der Normal-masse
DP	2	84 75— 93	15,6 15,0—16,3	0,016 0,013—0,019	0,36
2. Tag	1	587	13,3	0,08	1,8
3.—4. Tag	4	1886 1694—2067	18,3 10,2—24,4	0,514 0,18—0,82	11,6
7.—8. Tag	3	2732 2691—2802	21,8 20,5—23,4	1,08 0,91—1,35	24,5
8. Tag	1	2736	28,0	1,67	37,8
9.—10. Tag	5	2744 2657—2953	32,3 31,0—33,7	2,30 2,05—2,51	52,1
10.—11. Tag	3	2874 2265—3571	38,4 32,5—44,9	3,09 2,87—3,44	70,0
15. Tag	1	3504	38,5	4,13	93,7
Kontrolle = Imago	4	3172 2789—3604	41,5 37,5—43,9	4,41 3,27—4,96	100

Vergleich der Resultate mit A. polyphemus:

Abbildung 9 zeigt die imaginale Muskelmasse bei *A. polyphemus* und *A. pernyi* in Abhängigkeit vom Operationstermin. Die Werte für *A. polyphemus* sind etwas niedriger als für *A. pernyi*. Dies dürfte auf Unterschieden der Berechnungsmethoden beruhen. Die Faserzahl wurde von NÜESCH (1957) durch Auszählen unter der Lupe ermittelt. Da die Fasern zum Teil unvollständig getrennt sind, zählt man dabei in der Regel weniger Fasern als im histologischen Querschnitt.

Die Entwicklungsleistung steigt in Abhängigkeit von der Innervationsdauer. Für eine normale Ausbildung ist die Nervenwirkung jedoch während der ganzen Entwicklung notwendig. Diese Abhängigkeit ist aber nur scheinbar kontinuierlich. Die Denervation beeinflusst zwei verschiedene Vorgänge.

Bei Operationen vor dem 9. Tag ist vorwiegend die Faserzahl betroffen. Operationen nach dem 9. Tag treffen die Zunahme der Faserdicke bei bereits imaginaler Faserzahl. Daraus ergibt sich der steile Anstieg und der Umkehr-

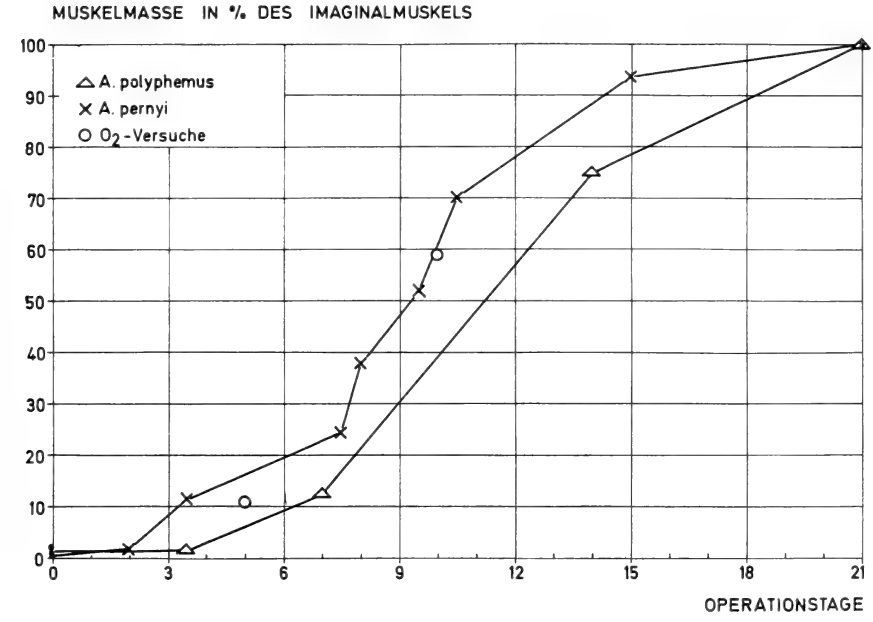


ABB. 9.

Muskelmasse des imaginalen dl_1-Muskels in Abhängigkeit vom Operationstermin.

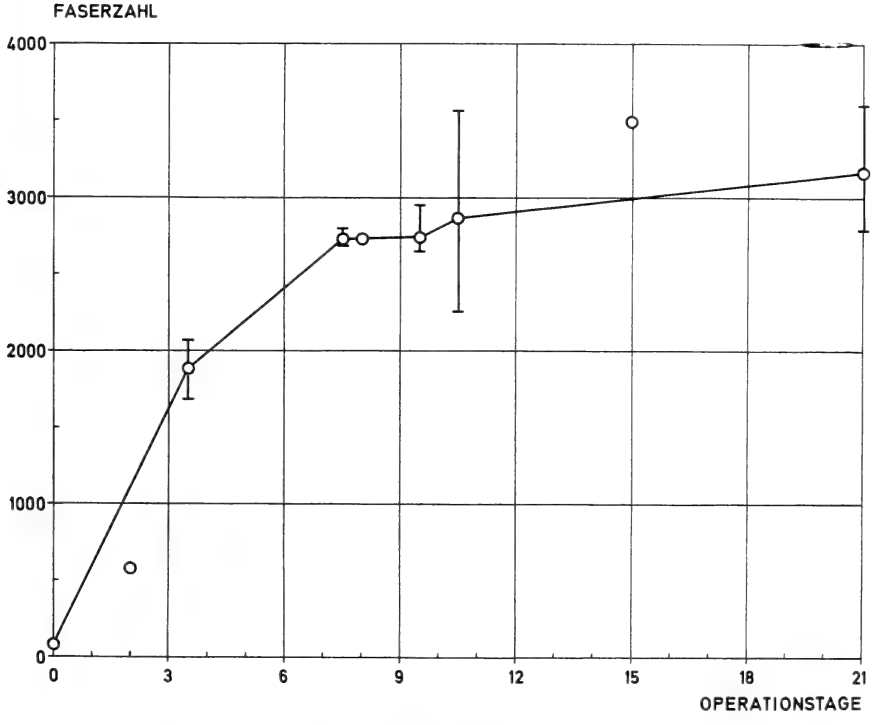


ABB. 10.

Zunahme der imaginalen Faserzahl in Abhängigkeit vom Operationstermin.

punkt im kritischen Gebiet um den 9. Entwicklungstag und danach eine Abflachung der Kurve in Abbildung 9 gegen Ende der Entwicklungszeit. Die Beeinflussung der beiden verschiedenen Vorgänge kann aus den Kurven in Abbildung 10 und 11 entnommen werden.

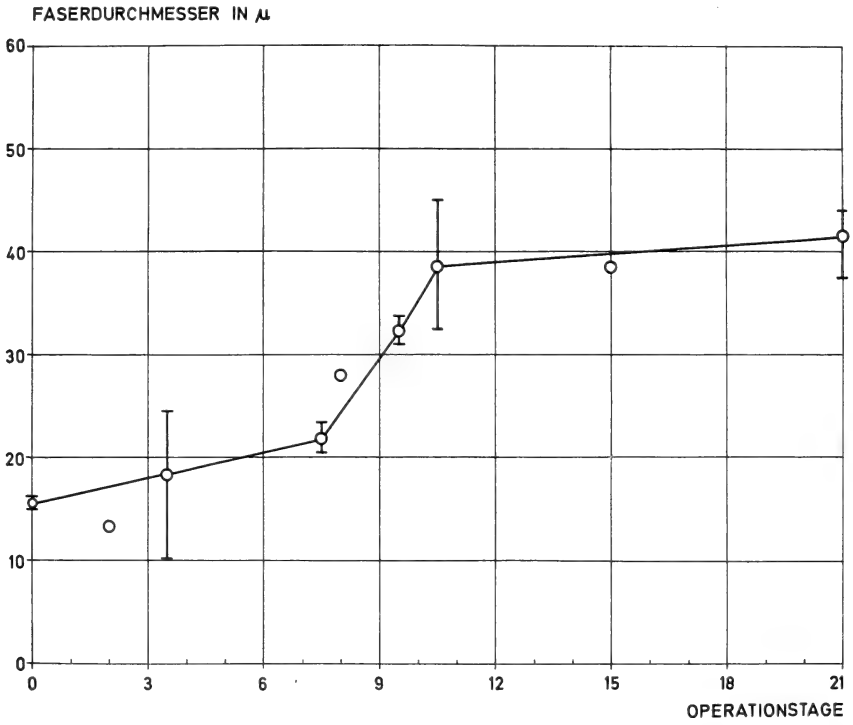


Abb. 11.

Zunahme der imaginalen Faserdicke in Abhängigkeit vom Operationstermin.

Die Zunahme der Faserzahl hängt von der Innervation während den ersten 9 Entwicklungstagen ab. Die Zunahme der Faserdicke dagegen erfolgt später, vorausgesetzt der Nerveneinfluss bleibt erhalten.

Der stärkste Massenzuwachs erfolgt zwischen dem 7. und 12. Tag. Eine Denervation vor dieser Zeit beeinflusst sowohl Faserzahl als auch Faserdicke. Denervation nach dem 12. Tag hat noch eine geringe Hemmung der Massenzunahme zur Folge. Die Faseraufteilung ist am 9. Tag beendet (vergl. Normalentwicklung). Tiere, welche vor dem 9. Tag operiert wurden, zeigen als Imago eine unvollständige Fasertrennung, während nach dem 9. Tag operierte Tiere immer klar getrennte Fasern aufweisen (Abb. 30).

Kern-Plasma-Relation:

Bei der Entwicklung denervierter Muskeln wurde festgestellt, dass die Denervation die Kernvermehrung einschränkt und das Plasmawachstum hemmt. Normale und denervierte Muskeln zeigen in der Imago eine ähnliche Kern-Plasma-Relation. Daraus lässt sich behaupten: Eine Denervation bewirkt primär einen Kernmangel und beschränkt dadurch sekundär das plasmatische Wachstum. Als Beweis dafür lassen sich folgende Untersuchungen anführen. Tabelle 6 zeigt 5 untersuchte Tiere, deren Muskel am 9.—10. Tag denerviert wurde.

TABELLE 6

Kern-Plasma-Relation der imaginalen Muskeln nach Denervation am 9.—10. Tag. Bei der Faserdicke wird das arithmetische Mittel und die Variationsbreite angegeben.

Op.-Nr.	Kernzahl/100 μ	Faserdicke in μ	1 Kern/μ³
268	21,13	35,0 / 24—50	4554
270	22,88	31,7 / 25—40	3443
290	18,23	36,3 / 19—48	5671
291	20,80	42,8 / 28—58	6764
295	35,48	44,7 / 35—56	4424
Mittel			4971

Die Kernzahl ist kleiner als die normale, imaginale Zahl. Entsprechend weisen die Fasern einen geringeren Durchmesser auf. Da es sich wieder um ausdifferenzierte Muskeln einer Imago handelt, ist ein Vergleich der Kern-Plasma-Relationen möglich:

$$K_n = 1/7127 \quad K_{DP\,d} = 1/5214 \quad K_{PI\,d} = 1/4971$$

Ein Vergleich der Kurve in Abbildung 6 mit der Kurve in Abbildung 11 zeigt, dass die Faserdicke nach Denervation tatsächlich noch zunimmt. Zum Beispiel beträgt die Faserdicke am 9. Tag im Mittel 12 μ. Wird die Muskelanlage in diesem Zeitpunkt denerviert (9.—10. Tag) so nimmt der Faserdurchmesser noch auf zirka 32 μ zu. Die Denervation verhindert die Plasmazunahme nicht völlig. Da die Kernteilungen dem Plasmawachstum vorauseilen, kann der Faserdurchmesser noch zunehmen bis die imaginale Kern-Plasma-Relation annähernd erreicht ist.

Zusammenfassung :

Normale, imaginale Muskelfasern zeigen ein ähnliches Verhältnis zwischen Kernzahl und Plasmamasse. Die Kern-Plasma-Relation von Muskelfasern, welche sich ohne Innervation entwickelt haben, nähert sich der normalen Relation. Der Vergleich der Verhältnisse zwischen Kernzahl und Plasmamasse deutet auf eine gegenseitige Abhängigkeit. Die Denervation von Fasern, deren Kernvermehrung weiter fortgeschritten ist, zeigt, dass diese Abhängigkeit einseitig ist. Die Faserdickenzunahme ist begrenzt durch das vorhandene Kernmaterial. Um die vor der Denervation gebildeten Kerne wird ein Optimum von Plasma aufgebaut. Über den zeitlichen Verlauf dieser Faserdickenzunahme nach Denervation orientieren die Ergebnisse des Kapitels: Untersuchung während der Entwicklung (S. 346).

2. *Sauerstoff-Versuch*

Die Beeinflussung der Muskelentwicklung durch Sauerstoff-Behandlung wurde angewendet, um die Schwierigkeiten eines operativen Eingriffs am 9. Tag zu umgehen. Nach dem Gelingen dieser Operationen, scheinen diese Experimente mit einer anderen Methode noch an Interesse zu gewinnen.

Nach Sauerstoff-Beeinflussung am 5. Tag :

In der Imago zeigt sich, dass die Fasern unvollständig getrennt doch normal quergestreift sind. Die Faserzahl eines genauer untersuchten Tieres ist im Vergleich zu denervierten Tieren mit 777 etwas niedrig. Die Faserdicke dagegen ist grösser. Die Muskelmasse als Mass der Entwicklungsleistung liegt deshalb nur wenig unter dem Wert für Denervation am 5. Tag (Abb. 9).

Nach Sauerstoff-Beeinflussung am 10. Tag :

Die Fasern sind normal getrennt und quergestreift. Die Faserzahl beträgt im Mittel 2888 (2643—3283), ihre Dicke 34,1 μ (33,2—35,6). Die Muskelmasse beträgt damit 2,64 mm^2 ($n = 3$) oder 59 % der Normalmasse. Ein Ergebnis, das sich erstaunlich leicht in die Kurve der Werte für Nervendurchtrennung einfügt (Abb. 9).

Ergebnisse :

Es konnten keine Differenzen zwischen den operativ beeinflussten Muskeln und den mit Sauerstoff behandelten Muskeln festgestellt werden. Die geprüften Stadien lassen sich zwanglos in die Kurve der während der Entwicklung dener-

vierten Tiere aufnehmen. Als Erklärung für diese Übereinstimmung zwischen Denervations-Versuch und Sauerstoff-Vergiftung bieten sich drei Möglichkeiten:

1. Die Nervenzellen des Ganglions werden durch Gasblasenbildung bei der Druckreduktion zerstört oder durch den Sauerstoff geschädigt. Die Untersuchung des Ganglions gab dafür keine Anhaltspunkte.

2. Der Muskel wird direkt geschädigt. Da die Fasern normale Struktur und Kontraktionsfähigkeit bei elektrischer Stimulation zeigen, scheint dies wenig wahrscheinlich. Das Wachstum könnte durch Zerstörung eines am Aufbau beteiligten Enzyms gehemmt werden.

3. Oxydation und Blockierung einer vom Nerv abgegebenen Wirksubstanz, welche den trophischen Einfluss ausübt. Berücksichtigt man die Ähnlichkeit der Wirkung von Denervation und Sauerstoff-Vergiftung, entspricht diese Erklärung am ehesten den erhaltenen Resultaten.

Auch Bready und Friedman (1963) erwähnen zwei theoretische Möglichkeiten für den Sauerstoff-Einfluss: Entweder werden Energie produzierende Mechanismen betroffen oder der neuro-muskuläre Komplex.

b. *Untersuchung während der Entwicklung*

1. *Nervenschnitt*

Die Faserdicke nimmt nach Nervendurchtrennung noch zu. Der Verlauf dieser Dickenzunahme wurde an 8 Tieren verfolgt. Diese wurden zwischen 8. und 9. Entwicklungstag denerviert und am 12. oder 14. Tag untersucht. Dabei ergaben sich folgende Beobachtungen:

12. Entwicklungstag

Die Querstreifung ist bereits vorhanden und auch die Kontraktionsfähigkeit. Schon eine Berührung mit der Pinzettenspitze löst eine Kontraktion des gesamten Muskelbündels aus. Häufig finden sich Transportleucocyten mit feulgenpositiven Körnern. Der Faserdurchmesser zeigt vier Tage nach Denervation keine Abweichung vom Normalwert (22 μ / 18,8—24,8 μ). Das Plasmawachstum geht ungestört weiter.

14. Entwicklungstag

Die Muskeln kontrahieren sich bei Einstechen einer Pinzettenspitze, obwohl in diesem Zeitpunkt der durchgeschnittene Nerv wohl degeneriert sein dürfte. Die Transportleucocyten sind noch gross. Der Faserdurchmesser beträgt 29 μ (26,6—31,2 μ).

Ergebnisse

Bis zum 14. Tag folgt die Faserdickenzunahme der Kurve für die Normalentwicklung. Die Zuwachsrate wird durch die Denervation nicht beeinflusst. Das Plasma vermehrt sich weiter bis der Bereich der imaginalen Kern-Plasma-Relation erreicht ist. Dann nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit rasch ab. Am 16.—17. Tag zeichnet sich schon eine Unterentwicklung der Fasern ab. Der Wert in Abbildung 12 stammt nur von einem Tier, welches erst am 10. Tag denerviert wurde. Dies erklärt auch den relativ hohen Wert im oberen Bereich der Schwankungsbreite. Zirka 8 Tage nach Denervation ist die Kern-Plasma-Relation erreicht, welche keine weitere Zunahme des Plasmas mehr erlaubt. Das Wachstum der Fasern steht still bis zum Erreichen der Schlüpfreife.

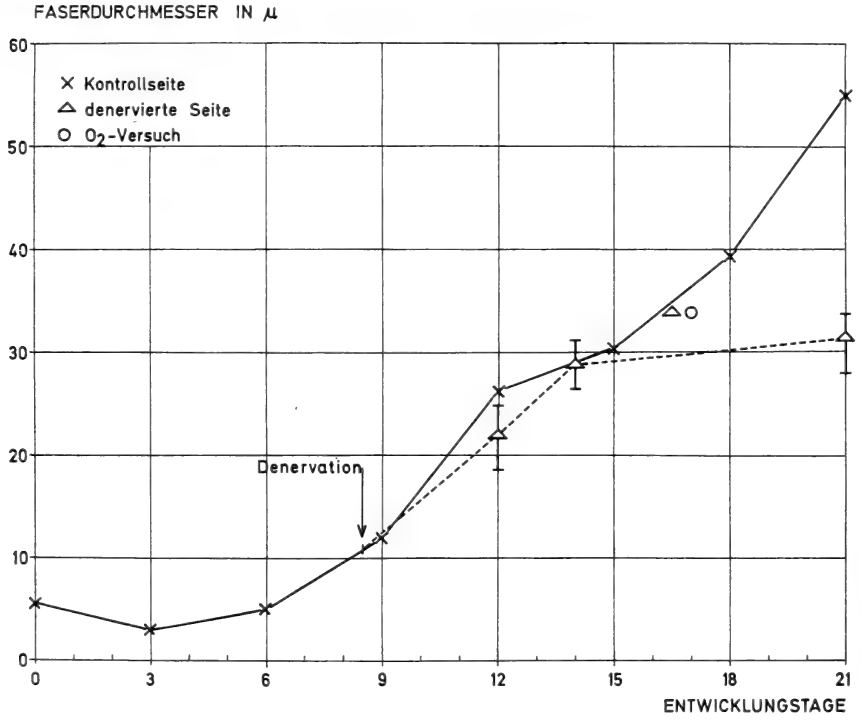


Abb. 12.

Zunahme des Faserdurchmessers nach Nervendurchtrennung während der Entwicklung.

2. *Sauerstoff-Versuch*

Als Stichprobe wurde 1 Tier vom 17. Entwicklungstag geprüft, welches zwischen 9.—10. Tag mit Sauerstoff behandelt wurde. Das Tier zeigt eine normale

Muskulatur, aber eine geringe Faserdicke. Diese stimmt mit 33,9 μ mit den Denervations-Experimenten überein (Abb. 12).

7. DISKUSSION

A. Wirkungen des trophischen Nerveneinflusses

Der trophische Einfluss der Nerven ist während der ganzen Entwicklung wirksam und notwendig. In einer ersten Entwicklungsphase bewirkt die normale Innervation eine Faseraufteilung der kompakten Muskelanlage. Die Faservermehrung durch Längsspaltung wurde mehrfach beschrieben durch Maurer (1906) und Tello (1922) an Wirbeltieren, sowie bei Insekten von Heidenhain (1911) und Tiegs (1955). In einer zweiten Entwicklungsphase erfolgt die Massenzunahme der Muskeln durch das Faserdickenwachstum. Beide Phasen des Muskelwachstums sind durch die Kernvermehrungsrate beeinflusst. Tello (1922) beschreibt als spezifische Effekte an der Innervationsstelle einen starken Anreiz zur Kernteilung und eine Verzögerung der Differenzierung von Myofibrillen und damit der Querstreifung. Wohl konnte bei meinem untersuchten Tier keine raschere Differenzierung von denervierten Muskeln festgestellt werden, doch zeigt sich das Fehlen des Anreizes zur Kernvermehrung sehr deutlich.

Keinen Einfluss hat der Nerv also auf die Differenzierung und den Zeitpunkt des Auftretens der Querstreifung. Mit dem Auftreten der Querstreifung beginnt auch die Kontraktionsfähigkeit, selbst wenn die Muskeln nicht innerviert sind. Das Auftreten der ersten Muskelkontraktionen scheint abhängig von der Differenzierung kontraktiler Elemente (Nüesch 1965) und damit vom Auftreten des ersten Actomyosins (Eigenmann 1965) und nicht von der Innervation.

Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei Wirbeltieren ist der Nerveneinfluss nicht nur für die Erhaltung der ausgebildeten Muskelstruktur nötig, sondern auch für deren Aufbau. Die Abhängigkeit der Muskeln vom Einfluss der Nerven ist strenger. Nur dadurch werden die durchgeführten Versuche überhaupt möglich.

Der trophische Einfluss ist nur für die Ausbildung der Muskulatur nötig. Alle anderen Veränderungen — Skelett und Tracheen — scheinen sekundär durch das Fehlen der Muskeln bedingt. Die Ausbildung dieser Strukturen erfolgt weitgehend normal. Kleine Defekte nehmen graduell mit der stärkeren Muskelschädigung zu. Die Feststellung von Smith (1964), dass die rudimentäre Ausbildung der Flugmuskeln auf eine Reduktion der Ansatzflächen zurückzuführen sei, kann beim vorliegenden Versuchstier nicht bestätigt werden. Es scheinen eher umgekehrt Skelettdeformationen aufzutreten, wenn sich denervierte Muskeln nur rudimentär entwickeln. Der imaginale Restmuskel ist gegenüber der Muskelanlage in der Diapausepuppe und dem normalen Muskel der Imago um 30—50%

kürzer. Dies betrifft sowohl den ganzen Muskel als auch die Ruhelänge der einzelnen Sarcomeren. Die Untersuchungen von SMITH beziehen sich ausschliesslich auf flugunfähige Coleopteren. Die Ergebnisse von MALOEUF (1935) konnten dagegen experimentell bestätigt werden. Skelettinvaginationen werden zu einem wesentlichen Teil durch den Muskelansatz ausgeformt.

B. NATUR DES TROPHISCHEN NERVENEINFLUSSES

Über die Wirkungsweise der Nerven ergibt sich nur Weniges. LOCKSHIN und WILLIAMS (1964) zeigten, dass durch elektrische Dauerreizung larvale Muskulatur in der Imago erhalten werden kann, obwohl diese normalerweise kurz nach dem Schlüpfen histolysiert wird. Eine elektrische Natur des trophischen Nerveneinflusses scheint andererseits doch unwahrscheinlich. Während der ganzen Puppenzeit und Entwicklung stellen TYSHTCHENKO und MANDELSTAM (1965) keine spontane elektrische Aktivität fest. Nur im letzten Abdominalganglion und nach dem 15. Entwicklungstag in allen Ganglien treten spontane elektrische Aktivitäten auf.

Es bleibt noch die Möglichkeit einer Wirksubstanz, welche durch die Nervenendigungen abgegeben wird. Darauf deutet auch die Wirkung von reinem Sauerstoff auf die Muskelentwicklung. Es ist schon mehrfach gezeigt worden, dass Oxydationsprodukte von Wirkstoffen ihren spezifischen Einfluss nicht mehr ausüben können.

USHERWOOD (1963) untersuchte die Veränderungen der Muskeln nach Denervation bei *Schistocerca gregaria*. Nach der Denervation wird das Ruhepotential des Muskels noch zirka 6 Tage aufrecht erhalten. USHERWOOD führt dies auf Reste von Transmitter-Substanz zurück, die vom Nerv noch abgegeben werden. Nachher versagt die Impuls-Übertragung im Bereich der Endplatte. Der Nerv selbst bleibt noch länger leitfähig. Der chemische Mittler der Erregungsübertragung bei Insekten ist noch unbekannt. Eine starke Konzentration von Tryptamin-Derivaten kann die Erregungsübertragung hindern. Tryptamine sind bekannt als physiologisch wirksame, proteinogene Amine. Es wäre folglich denkbar, dass die Transmitter-Substanz selbst oder ein Abbauprodukt den trophischen Nerveneinfluss ausübt.

8. ZUSAMMENFASSUNG

Es wird die Entwicklung des denervierten dl_1-Muskels beschrieben und mit der Normalentwicklung verglichen. Nach Nervendurchtrennung differenzieren sich die zugehörigen Muskelanlagen zu wenigen, dünnen, quergestreiften Muskelfasern. Die übrigen Muskeln entwickeln sich normal. Die Denervation hemmt die amitotischen Kernteilungen, hat aber keinen Einfluss auf die Mitosen freier Zellen.

Normale Muskeln zeigen in der Imago eine ähnliche Kern-Plasma-Relation. Bei denervierten Muskeln ist diese Relation etwas niedriger als bei normalen Muskeln. Die Zunahme des Plasmas scheint durch die geringe Kernzahl beschränkt zu werden. Wird der Muskel nach Beginn der Imaginalentwicklung denerviert, verbessert sich die Entwicklungsleistung proportional zur Innervationsdauer vor dem Eingriff. Skelett, Fettkörper und Tracheen werden nur mittelbar — durch das Fehlen von Muskeln — von der Denervation betroffen. Eine experimentell festgelegte Dosis von reinem Sauerstoff unter Druck wirkt auf die Muskeln wie eine Denervation.

Résumé

Le développement du muscle dorsolongitudinal dénervé est décrit et comparé à la différenciation normale. Après section d'un nerf, l'ébauche musculaire ne forme que quelques fibres minces mais striées. Les autres muscles se développent normalement. La névrotomie inhibe la division nucléaire amitotique, mais n'a aucune influence sur la caryocinèse des myoblastes libres. Tous les muscles normaux et aussi les muscles dénervés ont une relation nucléo-plasmatique semblable. L'augmentation du cytoplasme semble être restreinte par le petit nombre de noyaux. La dénervation faite quelques jours après le commencement de l'histogénèse résulte en muscles plus grands proportionnellement à la durée précédant la section. La névrotomie n'influence ni le squelette ni le tissu adipeux ou les trachées sauf par l'absence du muscle. Une dose expérimentalement établie d'oxygène sous pression agit sur les muscles de façon analogue à une dénervation.

Summary

The development of the denervated dorsal longitudinal muscle is described and compared with the normal development. Severing a nerve results in differentiation of the corresponding muscle disposition into a small number of thin but cross-striated muscle fibres. The other muscles develop normally. The denervation prevents the nuclei from amitotic proliferation, mitosis is not affected. All normal muscles of adults have a similar relation between cytoplasm and nuclei. In denervated muscles this relation is somewhat lower than in normal muscles. The increase of the cytoplasm seems to get limited by the small number of nuclei. If the nerve is cut only some days after the beginning of adult development, the muscle enlarges proportionally to the time preceding the intervention. Skeleton, fat body and tracheae are not affected directly by the denervation but only indirectly by muscle deficiency. Oxygen under high pression has the same effect on muscles as denervation.

9. LITERATUR

BAUER, H. 1932. *Die Feulgen'sche Nuclealfärbung in ihrer Anwendung auf cytologische Untersuchungen.* Zs. Zellforschg. 15: 225—247.

BIENZ, G. 1968. *Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die imaginale Struktur und über die Entwicklung der dorsolongitudinalen Flugmuskeln von A. pernyi Guer.* Act. anat. 70: 416-433, 524-553.

BLAUSTEIN, W. 1936. *Histologische Untersuchungen über die Metamorphose der Mehlmotte Ephestia kühniella Zeller.* Z. Morph. u. Oekol. Tiere 30: 333—354.

BODENSTEIN, D. 1955. *Contribution to the problem of regeneration in insects.* J. exp. Zool. 129: 209—224.

BREADY, J. K. and St. FRIEDMAN. 1963. *Oxygen poisoning of the termite, Reticulitermes flavipes (Kollar), and protection by carbon dioxide.* J. Ins. Physiol. 8: 337—347.

BULLOCK, T. H. and G. A. HORRIDGE. 1965. *Structure and function in the nervous systems of invertebrates.* W. H. Freeman, San Francisco, London.

CASE, J. F. 1956. *Spontaneous activity in denervated insect muscle.* Science: 124: 1079—1080.

EIGENMANN, R. 1965. *Untersuchungen über die Entwicklung der dorso-longitudinalen Flugmuskeln von Antheraea pernyi Guer.* Rev. Suisse Zool. 72: 789—840.

FINLAYSON, L. H. 1956. *Normal and induced degeneration of abdominal muscles during metamorphosis in the Lepidoptera.* Quart. J. Microsc. Sc. 97: 215—233.

— 1960. *A comparative study of the effects of denervation on the abdominal muscles of saturniid moths during pupation.* J. Ins. Physiol. 5: 108—119.

— and V. A. WALTERS. 1957. *Abnormal metamorphosis in saturniid moths infected by a microsporidian (Nosema).* Nature 180: 713—714.

GOLDSMITH, M. H. M. and H. A. SCHNEIDERMAN. 1960. *The effects of oxygen poisoning on the postembryonic development and behaviour of a chalcid wasp (Mormoniella vitripennis Walker).* Biol. Bull. 118 (2): 269—288.

— 1961. *A dual effect of carbon dioxyde on insects poisoned by oxygen (Mormoniella vitripennis Walker).* Biol. Bull. 121 (1): 151—161.

GUTHRIE, D. M. 1962. *Regenerative growth in insect nerve axons.* J. Ins. Physiol. 8: 79—92.

HESS, A. 1960. *The fine structure of degenerating nerve fibers, their sheats and their termination in the central nerve cord of the cockroach (Periplaneta americana).* J. Biophysic. and Biochem. Cytology 7: 339—344.

HEIDENHAIN, M. 1911. *Plasma und Zelle.* Handb. der Anat. des Menschen, Jena.

HOYLE, G. 1957. *Comparative physiology of the nervous control of muscular contraction.* Cambridge, Univ. Press.

HUFNAGEL, A. 1918. *Recherches histologiques sur la métamorphose d'un lépidoptère (Hyponomeuta padella L.).* Arch. Zool. expér. gén. 57: 47—202.

JOHNSON, B. 1959. *Studies on the degeneration of the flight muscles of alate aphids. II Histology and control of muscle breakdown.* J. Ins. Physiol. 3: 367—377.

KOPEČ, St. 1923. *The influence of the nervous system on the development and regeneration of muscles and integument in insects (Lymantria dispar L./Lep.).* J. exp. Zool. 37: 15—25.

LEES, A. D. 1955. *The physiology of diapause in arthropods.* Cambridge, Univ. Press.

LEMPPENAU, M. 1961. *Zur Bildung und labilen Determination der Flügelimaginalscheide und des lateralen Tracheenbogens bei dem Eichenseidenspinner A. pernyi Guer. und einigen anderen Lepidopteren.* Diss. Saarbrücken.

LOCKE, M. 1964. *The structure and formation of the integument in insects.* The Physiol. of Ins. 3: 379—470.

LOCKSHIN, R. A. and C. M. WILLIAMS. 1965. *Programmed cell death: I Cytology of degeneration in the intersegmental muscles of the pernyi silkmoth.* J. Ins. Physiol. 11: 123—133.

— 1965. *Programmed cell death: III Neural control of the breakdown of the intersegmental muscles of silkmoths.* J. Ins. Physiol. 11: 601—610.

MALOEUF, N. S. R. 1935. *The role of muscular contraction in the production of configurations in the insect skeleton.* J. Morph. 58: 41—85.

MAURER, F. 1906. *Die Entwicklung des Muskelsystems und der elektrischen Organe.* Hertwigs Hb. Vergl. Exp. Entw. Wt. 3 (1,1): 1—80.

NEEDHAM, A. E. 1953. *The central nervous system and regeneration in crustacea.* J. exp. Biol. 30: 151—159.

NÜESCH, H. 1952. *Über den Einfluss der Nerven auf die Muskelentwicklung bei Telea polyphemus* (Lep.). Rev. Suisse Zool. 59: 294—301.

— 1953. *The morphology of the thorax of Telea polyphemus: I Skeleton and muscles.* J. Morph. 93 (3): 589—610.

— 1954. *Segmentierung und Muskelinnervation bei T. polyph.* Rev. Suisse Zool. 61: 420—428.

— 1955. *Das thorakale Nervenmuskelsystem der Puppe von Telea polyphemus.* Rev. Suisse Zool. 62: 211—218.

— 1957. *Die Morphologie des Thorax von T. polyphemus Cr.: II Nervensystem.* Zool. Jb. (Anat.) 75: 615—642.

— 1957. *Über die Bedeutung des Nervensystems für die Entwicklung anderer Organe.* Verh. Naturforsch. Ges. Basel 68: 194—216.

— 1962. *Zur Entwicklung der Muskelfunktion.* Verh. Naturforsch. Ges. Basel 73: 352—353.

— 1965. *Über die strukturelle und funktionelle Entwicklung der Muskeln bei Antheraea (Lep.).* Zeitschr. f. Naturforsch. 20 b: 343—347.

— 1965. *Die Imaginal-Entwicklung von Antheraea polyphemus Cr.* Zool. Jb. Anat. 82: 393—418.

— 1968. *The role of the nervous system in insect morphogenesis and regeneration.* Ann. Rev. Entomology 13: 27—44.

— und G. BIENZ. 1967. *Über die Entwicklung denervierter Muskeln bei Antheraea (elektronenmikroskopische Untersuchungen).* Verh. Schweiz. Naturf. Ges. 147—149.

— und Th. TEUTSCH. 1968. *Die Entwicklung der Thoraxmuskeln von Periplaneta nach Durchtrennen einzelner Nerven.* Vorläufige Mitteilung. Rev. Suisse de Zool. 75: 643—650.

PENZLIN, H. 1964. *Die Bedeutung des Nervensystems für die Regeneration bei Insekten.* Arch. Entw. Mech. 155: 152—161.

PÉREZ, Ch. 1910. *Métamorphose des muscides (Calliphora erythr. Mg.).* Arch. Zool. exptl. 5 (4): 1—266.

PRINGLE, J. W. S. 1957. *Insect flight.* Cambridge, Univ. Press.

ROMEIS, B. 1948. *Mikroskopische Technik*. R. Oldenbourg, München.

SELMAN, B. J. 1962. *The fate of the blood cells during the life history of Sialis lutaria L.* J. Ins. Physiol. 8: 209—214.

SCHMIDT, E. 1929. *Die Histolyse und Histogenese der Muskulatur von Psychoda alternata Say*. Z. Morph. u. Oekol. Tiere 13: 117—143.

SINGER, M. 1951. *Induction of regeneration of forelimb of the frog by augmentation of the nerve supply*. Proc. Soc. for Exp. Biol. and Med. 76: 413—416.

— 1954. *Induction of regeneration of the forelimb of the postmetamorphic frog by augmentation of the nerve supply*. J. exp. Zool. 126: 419—472.

SMITH, D. Sp. 1964. *The structure and development of flightless Coleoptera. A light and electron microscopic study of the wings, thoracic exosceleton and rudimentary flight musculature*. J. Morph. 114: 107—184.

SNODGRASS, R. E. 1954. *Insect metamorphosis*. Smithsonian misc. coll. 122 (9).

ŞUSTER, P. M. 1933. *Fühlerregeneration nach Ganglienexstirpation bei Sphodromantis bioculata Burm*. Zool. Jb. Abt. Allg. Zool. u. Physiol. 53: 41—48.

— 1933. *Beinregeneration nach Ganglienexstirpation bei Sphodromantis bioculata Burm*. Zool. Jb. Abt. Allg. Zool. u. Physiol. 53: 49—66.

TELLO, J. F. 1922. *Die Entstehung der motorischen und sensiblen Nervenendigungen*. Ztschr. f. Anat. u. Entw. gesch. 64: 365—390.

TEUTSCH, Th. (persönliche Mitteilung).

TIEGS, O. W. 1955. *The flight muscles of insects — their anatomy and histology, with some observations on the structure of striated muscle in general*. Philisoph. Trans. Roy. Soc. 238: 221—345.

TYSHTCHENKO, V. P. and J. E. MANDELSTAM. 1965. *A study of spontaneous electrical activity and localisation of cholinesterase in the nerve ganglia of A. pernyi at different stages of metamorphosis and in pupal diapause*. J. Ins. Physiol. 11 (2): 1233—1239.

USHERWOOD, P. N. R. 1963. *Response of insect muscle to denervation : I Resting potential changes*. J. Ins. Physiol. 9: 247—255.

— 1963. *Response of insect muscle to denervation : II Changes in neuromuscular transmission*. J. Ins. Physiol. 9: 811—825.

WEBER, H. 1933. *Lehrbuch der Entomologie*. Gustav Fischer, Jena.

WEED, I. 1937. *Cytological studies of developing muscle, with special reference to myofibrils, mitochondria, Golgi material and nuclei*. Ztschr. f. Zellforsch. 25: 515—540.

WIGGLESWORTH, V. B. 1942. *The principles of insect physiology*. Methuen, London.

— 1954. *The physiology of insect metamorphosis*. Cambridge, Univ. Press.

WILLIAMS, C. M. 1953. *Hormonal regulation of insect metamorphosis*. Symp. on the Chem. Basis of Dev., J. Hopkins Press.

— 1959. *The juvenile hormone : I Endocrine activity of the corpora allata of the adult cecropia silkworm*. Biol. Bull. 116 (2): 323—338.

— 1960. *The effects of diapause, development and injury on the incorporation of radioactive glycine into the blood proteins of the cecropia silkworm*. J. Ins. Physiol. 5: 61—72.

— 1961. *The juvenile hormone : II Its role in the endocrine control of molting, pupation and adult development in the cecropia silkworm*. Biol. Bull. 121 (3): 572—585.

— 1961. *The injury metabolism of the cecropia silkworm : I Biological amplification of the effects of localized injury.* J. Ins. Physiol. 7: 81—99.

— 1963. *The juvenile hormone : III Its accumulation and storage in the abdomens of certain male moths.* Biol. Bull. 124 (3): 355—367.

— and H. A. SCHNEIDERMAN. 1952. *The necessity of motor innervation for the development of insect muscles.* Anat. rec. 113: 560.

WILLIER, B. H., P. A. WEISS, V. HAMBURGER. 1955. *Analysis of development.* W. B. Saunders, Philadelphia, London.

ZELLER, H. 1938. *Blut und Fettkörper im Flügel der Mehlmotte Ephestia kühniella Zeller.* Zs. für Morph. u. Oek. Tiere 34 (5): 663—738.

ABB. 13.

Längsschnitt durch die Muskelanlage einer Diapausepuppe. Hämalaun, Immersions-Objektiv 50×, 1200fach vergrössert. Plasmastränge mit Kernreihen in spindelförmigen Verdickungen. Kerne mit wenig Chromatin und 1—2 Nucleoli.

ABB. 14.

Fettkörper einer Diapausepuppe. Hämalaun, Objektiv 20×, 477fach vergrössert. Syncytialer Verband mit mehreren Kernen, Granula und Fettvakuolen.

ABB. 15.

Längsschnitt durch Muskelanlage am 6. Tag. Hämalaun, Immersions-Objektiv 50×, 1200fach vergrössert. Die Muskelfasern trennen sich. Die Myoblasten verschmelzen mit den Fasern. Am Bildrand eine Mitose in Metaphase.

ABB. 16.

Längsschnitt durch DP-denervierte Muskelanlage am 6. Tag. Hämalaun, Immersions-Objektiv 50×, 1200fach vergrössert. Die Fasern sind zum Teil noch enggepackt. Die Kerne sind langgestreckt.

ABB. 17.

Mediane Ansicht des Mesothorax eines Tieres vom 9. Tag. Aorta entfernt. Linke Körperseite. Objektiv 12×, 13fach vergrössert. Die Muskelbündel liegen in der normalen Lage, sind aber noch klein.

ABB. 18.

Mediane Ansicht des Mesothorax eines DP-denervierten Tieres vom 9. Tag. Aorta entfernt. Rechte Körperseite. Objektiv 12×, 13fach vergrössert. Die denervierte Muskelanlage bleibt klein. Bei manchen Tieren ist sie nur noch histologisch nachgewiesen. Beginn der Eindellung am Scutum. Abb. 17 zeigt die Kontrollseite des gleichen Tieres.

ABB. 19.

Längsschnitt durch Muskelanlage am 9. Tag. Feulgen, Immersions-Objektiv 50×, 1200fach vergrössert. Die Fasern laufen getrennt. Die Kerne liegen einzeln oder in kurzen Reihen. Die Myofibrillen werden durch diese Färbung nicht sichtbar.

ABB. 20.

Längsschnitt durch DP-denervierte Muskelanlage am 9. Tag. Feulgen, Immersions-Objektiv 50×, 1200fach vergrössert. Ein langgestreckter Kern mit Einschnürungen. Viele pyknotische Kerne. Am Bildrand Transportleucocyten mit feulgenpositiven Einschlüssen.

ABB. 21.

Längsschnitt durch Muskel am 12. Tag. Hämatoxylin Heidenhain, Immersions-Objektiv 50 × 1200-fach vergrössert. Fasern quergestreift. Kerne in der Peripherie der Fasern.

ABB. 22.

Längsschnitt durch DP-denervierten Muskel am 12. Tag. Hämatoxylin Heidenhain, Immersions-Objektiv 50×, 1200-fach vergrössert. Fasern quergestreift. In der Mitte eine leicht kontrahierte Faser.

ABB. 23.

Längsschnitt durch Muskel am 15. Tag. Hämatoxylin Heidenhain, Immersions-Objektiv 50×, 1200fach vergrössert. Die Sarcomeren sind unterteilt in Z-I-Q-H-Q-I-Z.

ABB. 24.

Längsschnitt durch DP-denervierten Muskel am 15. Tag. Hämatoxylin Heidenhain, Immersions-Objektiv 50×, 1200fach vergrössert. Auch denervierte Muskeln zeigen starke Kontraktionen.

ABB. 25.

Mediane Ansicht des Mesothorax einer DP-denervierten Imago. Objektiv 12×, 13fach vergrössert. Der Restmuskel ist relativ kräftig. Er wird durch einen Ast der sternförmig ausschwärmenden, sensiblen Fasern des durchgeschnittenen Vorderflügelnervs reinnerviert.

ABB. 26.

Längsschnitt durch Muskel einer Imago. Hämatoxylin Heidenhain, Immersions-Objektiv 50×, 1200fach vergrössert. Am Faserrand Festons des Sarcolemm. In der Faser links im Bild ist der Vernier-Effekt sichtbar.

ABB. 27.

Längsschnitt durch DP-denervierten Muskel einer Imago. Hämatoxylin Heidenhain, Immersions-Objektiv 50×, 1200fach vergrössert. Fasern relativ kräftig und quergestreift.

ABB. 28.

Fettkörper der denervierten Körperseite einer Imago. Hämalaun, Objektiv 20×, 477fach vergrössert. Zellen mit Fettvakuolen gefüllt. Kerne unregelmässig.

ABB. 29.

Querschnitt durch Restmuskel. Denervation als Diapausepuppe. Hämalaun, Objektiv 20×, 477-fach vergrössert. Die Fasern sind kaum getrennt.

ABB. 30.

Querschnitt durch denervierten Muskel. Denervation am 7.—8. Tag. Hämalaun, Objektiv 20×, 477-fach vergrössert. Fasern zum Teil durch gemeinsame Kerne zusammenhängend.

ABB. 31.

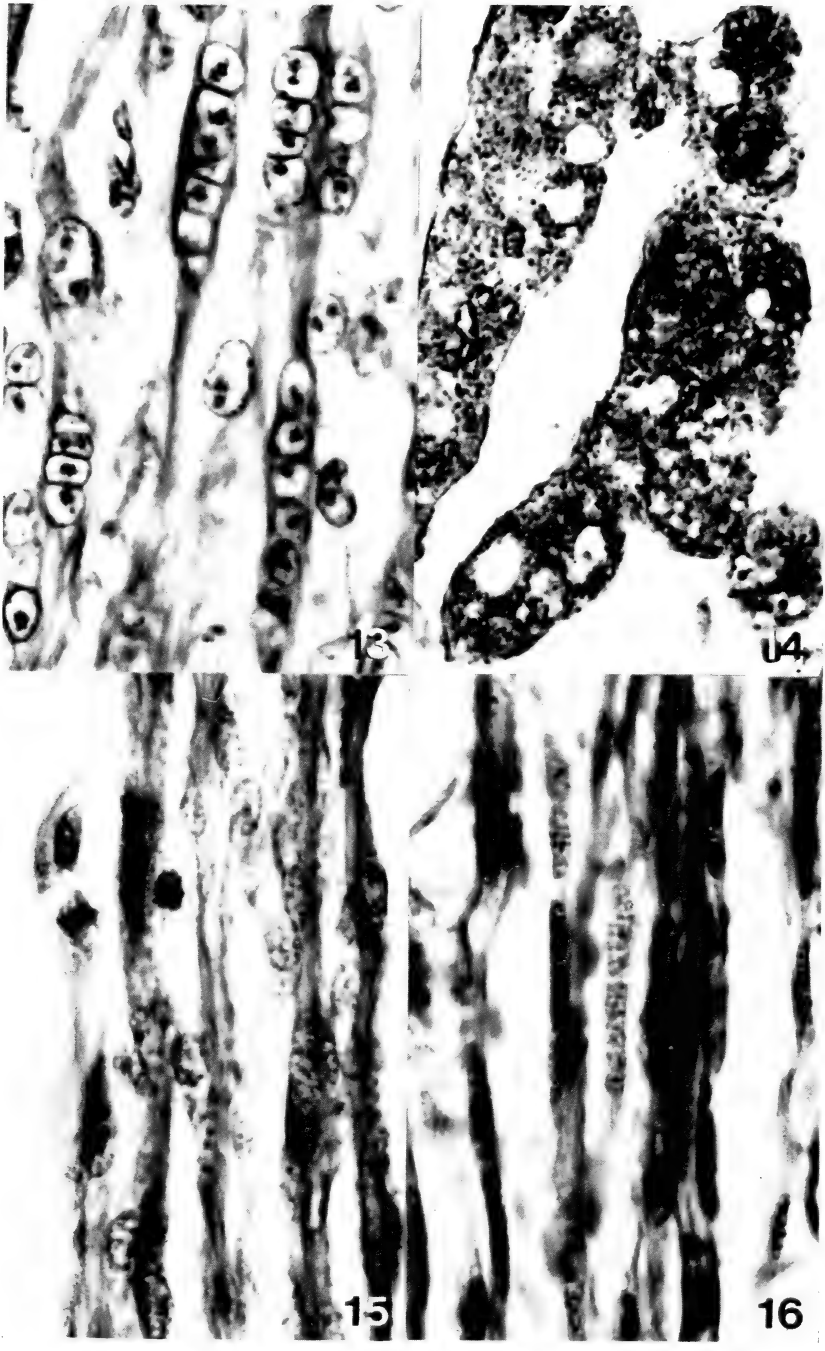
Querschnitt durch Muskel einer Imago. Hämalaun, Objektiv 20×, 477fach vergrössert. Die Myofibrillen sind gleichmässig über den Querschnitt verteilt. Die Kerne liegen in der Peripherie der Faser.

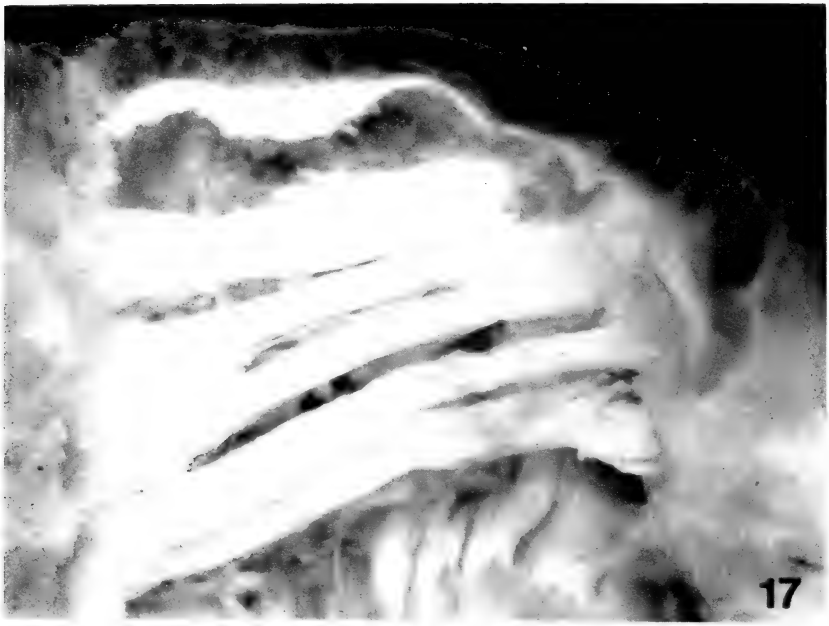
ABB. 32.

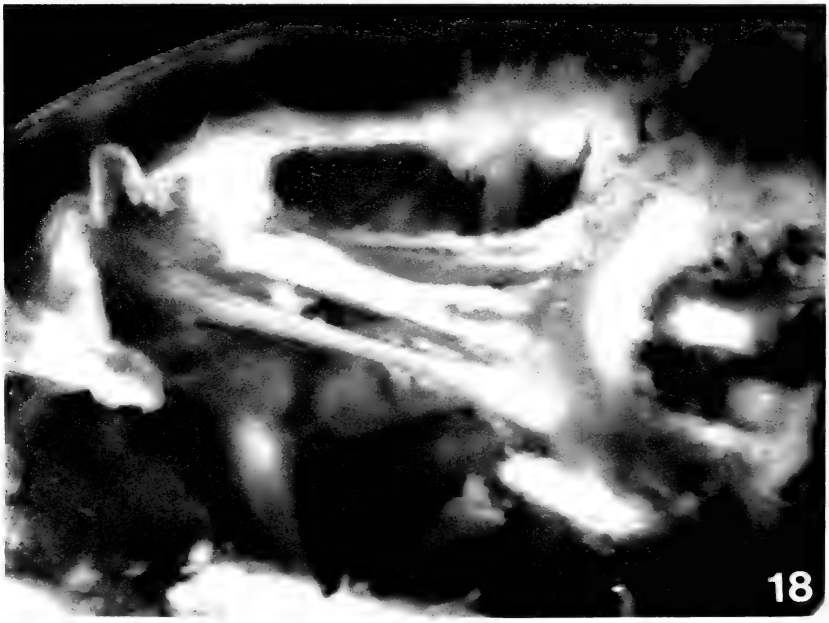
Längsschnitt durch Muskelanlage am 5. Tag. Sauerstoff-Behandlung als Diapausepuppe. Hämalaun, Immersions-Objektiv 50×, 1200fach vergrössert. Fasern zum Teil nicht getrennt. Kerne zum Teil langgestreckt.

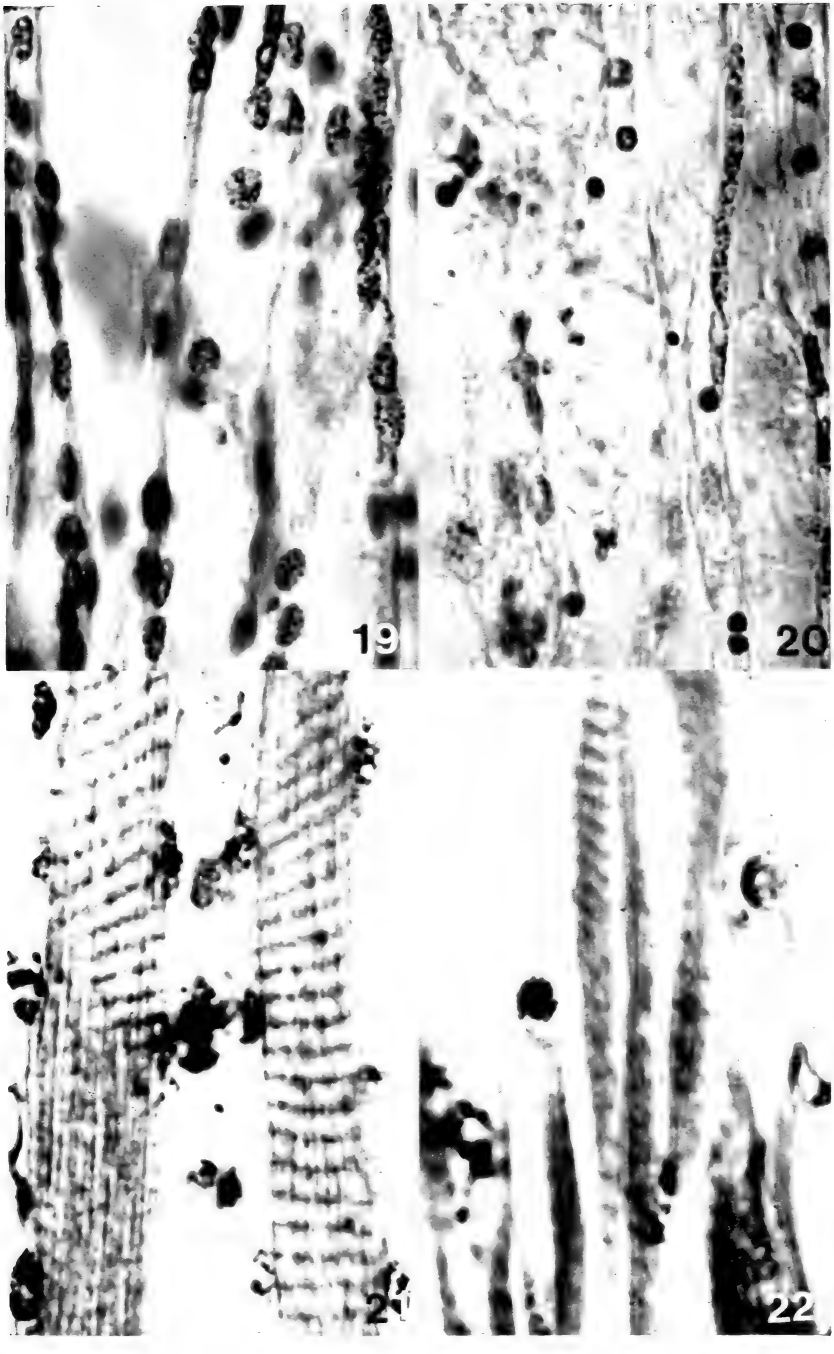
ABB. 33.

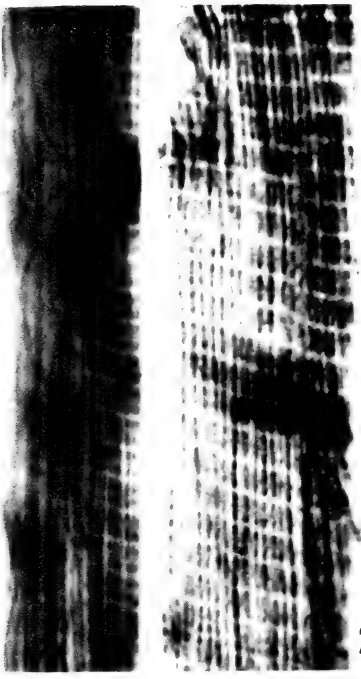
Längsschnitt durch Muskel einer Imago. Sauerstoff-Behandlung als Diapausepuppe. Hämatoxylin Delafield, Immersions-Objektiv 50×, 1200fach vergrössert. Fasern quergestreift und kontraktionsfähig.


13
14
15
16


17


18

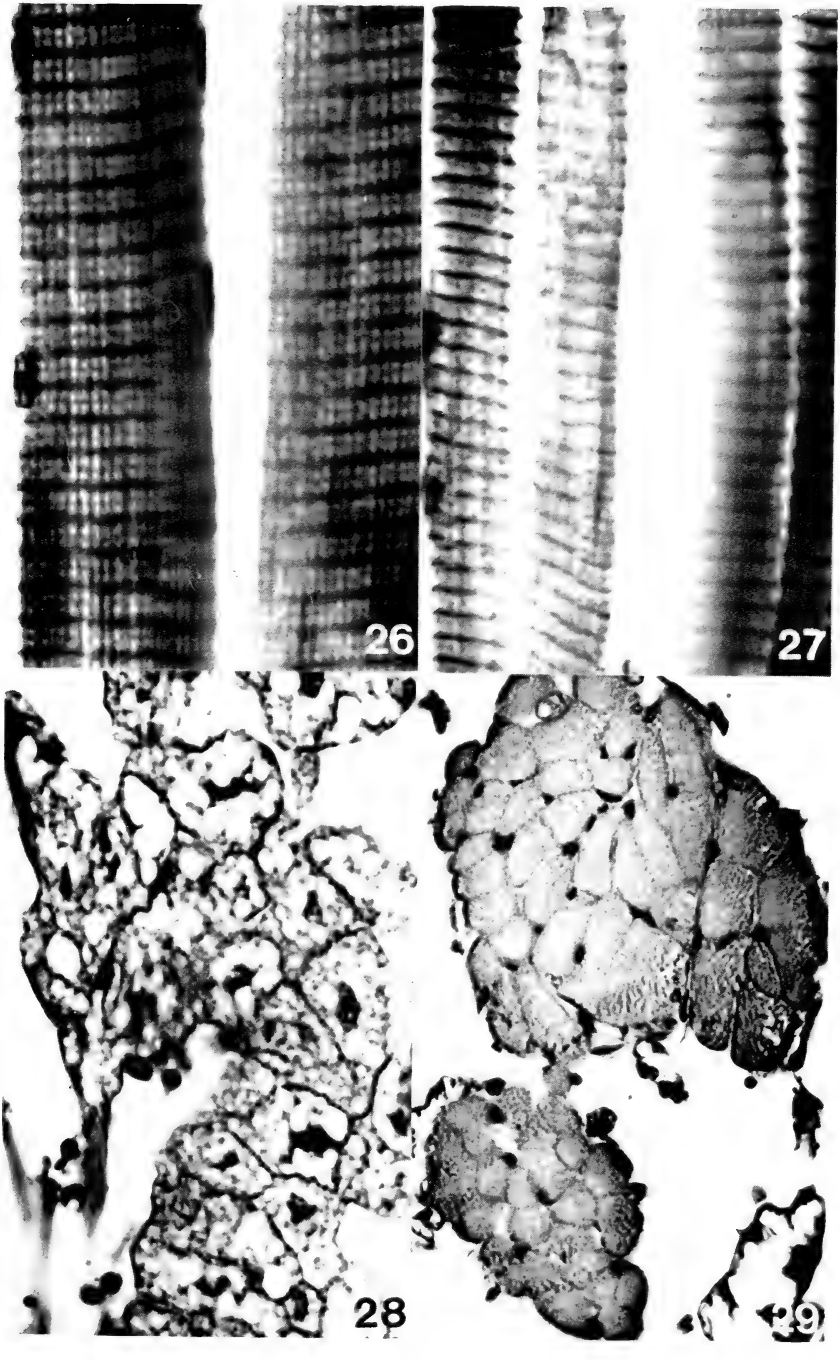

19
20
21
22

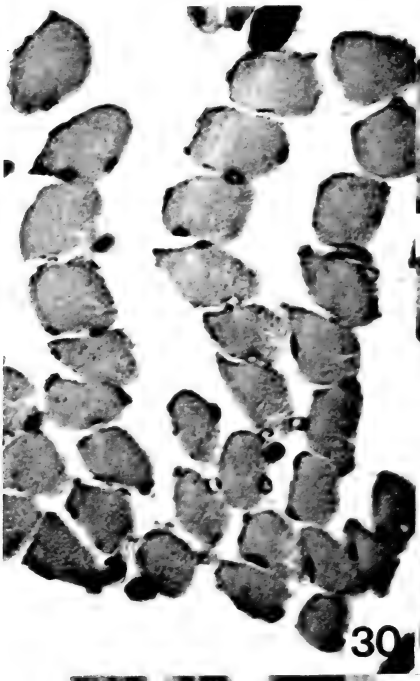


23

24

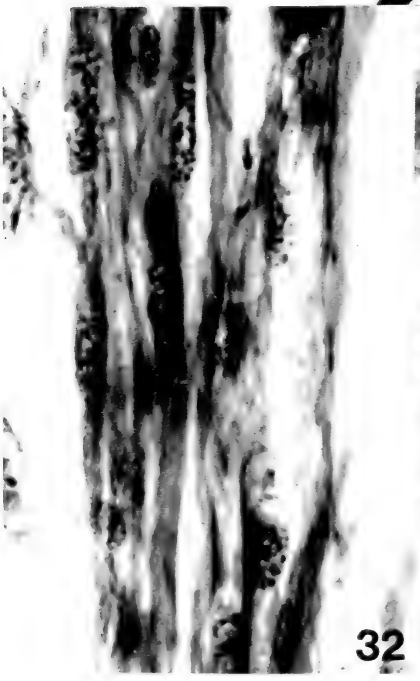
25


26
27
28
29



30

31



32

33

First Records of eye-frequenting Lepidoptera from Nepal

by

W. BÜTTIKER
c/o CIBA Ltd., Basle, Switzerland

With 4 figures

SYNOPSIS

This note is a summary of the first records of eye-frequenting moths from Nepal.

Arcyophora icterica Swin. (Noctuidae) was found on cattle in the Terai Region, and on spotted deer *(Axis axis* Erx.) in the Zoological Garden, Kathmandu. The observations are viewed in the light of the plant ecological conditions. The tropical dry deciduous forest of the Sal *(Shorea robusta Gaertn.)* series is regarded as the typical biotope of eye-frequenting moths in Nepal.

In March/April 1968 another entomological expedition [1] was carried out to Asia, in particular to Nepal and Eastern Pakistan, in order to obtain additional information on the behaviour, host specificity and distribution of eye-frequenting lepidoptera and their biotopes.

The trips in Nepal commenced in Kathmandu on the 20th March 1968 with the aim of obtaining records in the Terai Region (see map, fig. 1). The itinerary was as follows:

20.3.68	arrival in Kathmandu. Collecting in Kathmandu suburbs and Zool. Gardens
22.-26.3.68	in Bharatpur and Rampur District
27./28.3.68	near Tigertops and Gojitole

[1] This work was financed by the Swiss National Fund for the Advancement of Science, Grant No. 4655.

29.-31.3.68 in Hitaura District
1.-3.4.68 in Kathmandu, Zoological Gardens. 4th April Departure to Dacca [1] (E. Pakistan).

The entire trip was made during the dry season and no appreciable rains were recorded in the course of the expedition. Special emphasis was laid on observations of plant ecological conditions prevailing in the various districts visited.

This trip was a continuation of the previous expeditions to Thailand, Ceylon and S. India (BÜTTIKER 1967 a, b and c).

RESULTS

Entomological. The entomological findings were very scanty despite the considerable effort to collect specimens in many different plant associations and in a large number of villages and hamlets in or near natural habitats. Two specimens only were collected viz.

Arcyophara icterica Swin. 1886 (Noctuidae, Westermanniinae).

(1)1 ♂ from Gojitole, Rapti Valley, Chitwan District (Terai), from the eyes of cattle *(Bos indicus)*
Altitude: approx. 220 m./Date 27.3.68.

Another 4-5 specimens were present; it was, however, impossible to catch them.

(2) 1 ♂ from Kathmandu, Zoological Gardens, within a herd of the Spotted Deer *(Axis axis* Erx.).
Altitude: 1330 m. Date 2.4.68.

These are the first records of *A. icterica* in Nepal.

BIOTOPES

The plant associations of the Himalayas in relation to altitude and aspect were described for the first time by SCHWEINFURTH (1957). More recently KAWAKITA (1952-53) gave details on Central Nepal, and HAFFNER (1967) has added more information from the plant geographical and geographical point of view. DIERL (1966) summarized the main biotopes and climatic conditions of the Himalayas, including the Terai, which are relevant to our entomological investigations.

In view of the more extensive publications (BÜTTIKER, in preparation) on the relationship between the distribution of eye-frequenting moths, and the biotopes and their bioclimates, only the main findings are reported in this present note.

The boundary levels of the individual plant associations vary quite often due to the aspect; therefore the respective figures for altitude may overlap.

[1] See separate paper (BÜTTIKER, in the press).

The tropical dry-deciduous forest extends from the Terai, i.e. 200 m to 1000 m (and in extreme cases up to 1500 m). It consists of the moist, or moderately moist, Sal Forest, including the subtropical series. At altitudes of 1300—1600 m Pine *(Pinus roxburghii)* forest is abundant.

Within the investigation area we have also met the tropical evergreen montane forests, viz. the series of the *Castanopsis* forest and the series of the mixed leaf forest.

According to ENGLER (1964) the vegetation of the subtropical belt belongs to the monsoon region, that of the temperate area to the temperate East Asiatic Region and that of the subalpine and alpine series to the Central Asiatic Region.

The only two records of eye-frequenting moths were obtained in the area of the tropical (dry) deciduous forest (" wet Sal Forest " of Champion), the characteristic plant species being according to SCHWEINFURTH (1957):

Bridelia robusta
Dalbergia Sissoo
Dillenia pentagyna
Dipterocarpus ssp.
Duabanga sonneratioides
Ficus benjaminiana
Graruga pinnata
Grewia vestita
Impearata arundinacea
Lagerstroemia parviflora
Phoenix humilis
Schima Wallichii
Shorea robusta (dominant)
Stereospermum tetragonum
Sterculia villosa
Terminalia belerica
Terminalia crenulata
Tetrameles nudiflora

The *Shorea robusta* forest is a typical Savanna forest. *Shorea robusta* dominates over the remaining species. However the forest is not completely deciduous in the area in question as there are several evergreen species interspersed with the deciduous ones, and a pure stand of " sal " is rare, due to the existing agricultural activity.

It is of interest to note that this type of vegetation also exists in the valley of Kathmandu, though in small patches only. This deciduous forest belt continues upwards to the main agricultural area and either to the *Castanopsis* tropical evergreen montane or to the *Pinus roxburghii* forests.

The dominant part of the Kathmandu Valley (1300-1400 m) has to be placed to the *Castanopsis* forest (tropical evergreen montane forest, warm temperate series).

ACKNOWLEDGEMENTS

The author takes great pleasure in extending his sincere thanks to the many officials of the Royal Nepal Government for their assistance given; to Prof.

Dr. W. Hellmich, Nepal Research Centre, Munich for his continuous support. The best thanks are also due to Mr. Kalikote, Kathmandu for his help to organize the expedition; to Mr. K. Tamang, Hitaura for his spontaneous help during our stay in the Terai region.

LITERATURE

BÜTTIKER W. 1967a. *Biological Notes on eye-frequenting Moths from N. Thailand.* Mitt. Schweiz. Ent. Ges., 39 (3/4), 151-179.

— 1967b. *First Record of eye-frequenting Lepidoptera from India.* Rev. Suisse de Zool., 74 (6), 389-398.

— 1967c. *First Records of eye-frequenting Lepidoptera from Ceylon.* Ceylon J. Sci. (Biol. Sci), 7 (1 + 2), 91-95.

— *First Records of eye-frequenting Lepidoptera from E. Pakistan* (in the Press).

— *Biotopes and Bioclimates of eye-frequenting Lepidoptera in Asia and Africa* (in preparation).

DIERL W. 1966. *Zur Kenntnis der Hauptbiotope des Expeditionsgebietes Khumba Himal vom Gesichtspunkt des Entomologen.* Ergebn. Forsch. -Unternehmen Nepal Himalaya. Bd. 1 (3), 142-171.

ENGLER, A. 1964. *Syllabus der Pflanzenfamilien.* 2 volumes, Berlin.

HAFFNER, W. 1967. *Ostnepal—Grundzüge des vertikalen Landschaftsaufbaues.* Ergebn. Forsch. -Unternehmen Nepal Himalaya, 1 (5), 389-426.

KAWAKITA, J. 1952-53. *Scientific Results of the Japanese Expedition to Nepal and Himalaya.* Land and Crops of Nepal Himalaya, 2, 1-65. Fauna and Flora Research Society, Kyoto University, Japan.

SCHWEINEFURTH, U. 1957. *Die horizontale und vertikale Verbreitung der Vegetation im Himalaya.* Bonner Geogr. Abh., Heft 20, Bonn.

TROLL, C. 1967. *Die klimatische und vegetationsgeographische Gliederung des Himalaya-Systems.* Ergebn. Forsch. -Unternehmen Nepal Himalaya, Bd. 1 (5), 353-388.

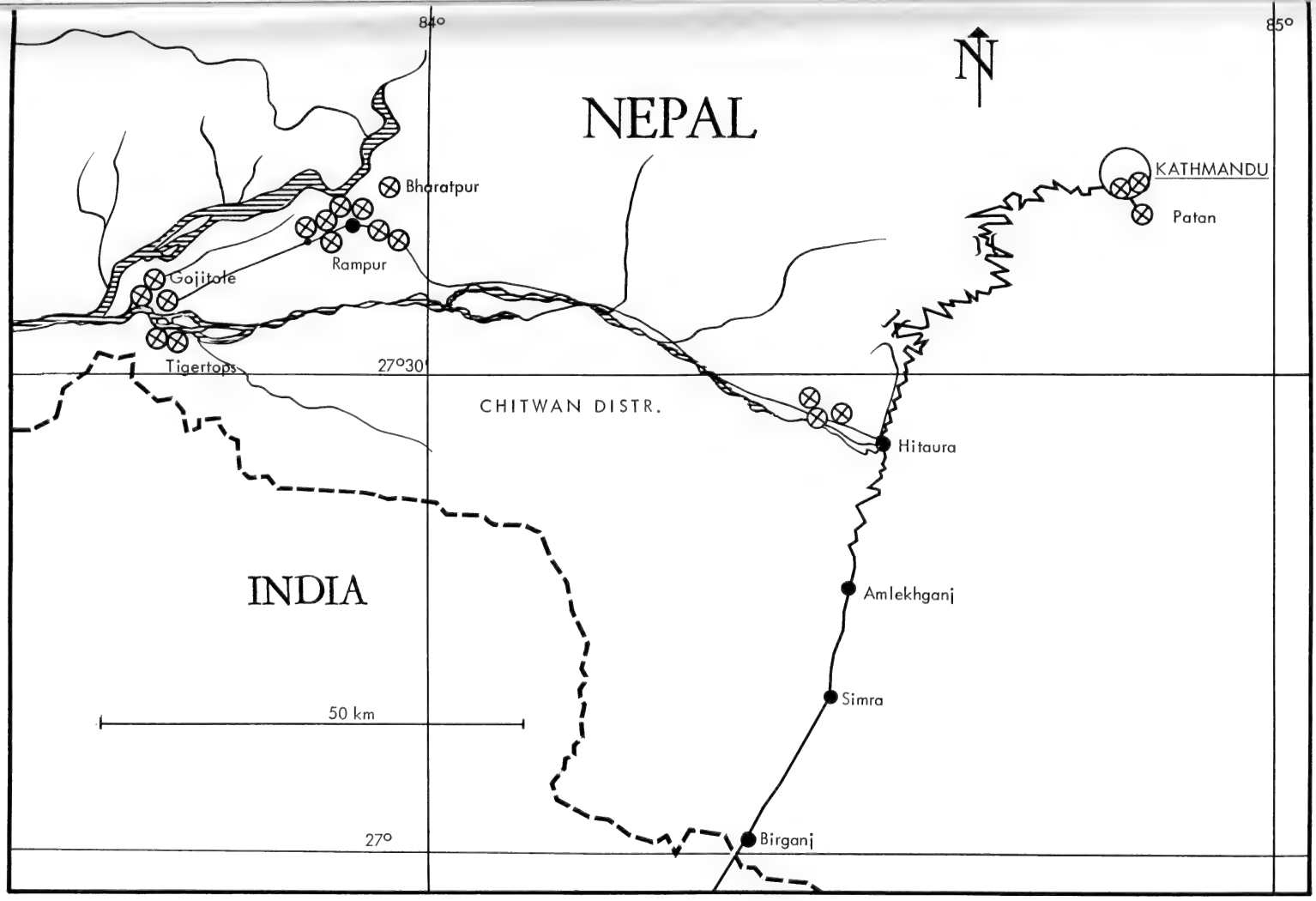


FIG. 1. Sketch map of entomological expedition in Nepal, March/April 1968.

FIG. 2. Tropical (subtropical) dry deciduous forest near Gojitole, Rapti Valley (Chitwan Distr.)

FIG. 3. Savanna type vegetation in the Mahendra National Park, Rapti Valley, near Tigertops Camp.

FIG. 4. View on Kathmandu Valley from SW.

Tome 76, nº 13 — Juin 1969

Die optische Orientierung nach Schwarz-Weiss-Mustern bei verschiedenen Grössenklassen von *Cataglyphis bicolor* Fab. *(Formicidae, Hymenoptera).*

von

Rüdiger WEHNER

Zoologisches Institut der Universität Zürich

Mit 2 Abbildungen

EINLEITUNG

Die nordafrikanisch-vorderasiatische Wüstenameise *Cataglyphis bicolor* besitzt zwar keinen ausgeprägten Kasten-Polymorphismus, da es zwischen den einzelnen Grössenklassen alle Übergänge gibt, doch lassen sich mit Hilfe individueller Markierung zumindest zwei Funktionstypen unterscheiden: Bau-Ameisen (*diggers*, D), die das beim Bau der unterirdischen Gänge anfallende Sandmaterial an die Oberfläche transportieren und dort zu kraterförmigen Aufschüttungen um die Nestöffnung anhäufen (WEHNER und LUTZ, 1969), und die Insekten eintragenden Jagd-Ameisen (*hunters*, H), die stets die grössten Individuen stellen. Wenn dagegen als Bau-Ameisen auch Vertreter aller Grössenklassen auftreten können, gehören jedoch überwiegend ihnen die kleinsten der an der Oberfläche erscheinenden Individuen an. Die Frage, ob es sich bei den DD und HH um streng determinierte Kasten oder lediglich um verschiedene Funktionszustände handelt, die jede Ameise während ihrer Individualentwicklung durchläuft, kann noch nicht entschieden werden.

Nach Versetzungsexperimenten im Freiland zeigen jedoch DD und HH bei der Rückkehr zum Nest ausgeprägte Unterschiede in ihren optischen Orientierungsleistungen (WEHNER, 1969; WEHNER und MENZEL, 1969). Diese Unterschiede

lassen sich anhand der Rückkehr-Rate bei verschiedenen Versetzungsentfernungen und -richtungen sowie der Rückkehr-Geschwindigkeit quantitativ formulieren. Sie kommen ferner darin zum Ausdruck, dass sich die DD in der Nestumgebung nur nach Geländemarken orientieren und bei Versetzung in Gebiete, die ausserhalb des ihnen bekannten Bereichs liegen, keine definierte Orientierungsrichtung mehr zeigen, sondern ungerichtete Suchläufe ausführen, während die HH ausserhalb ihres sehr viel weiter ausgedehnten Bekanntheits-Bereichs auf einen erlernten Sonnenkompass-Kurs umschalten, der sie normalerweise von ihrem Jagdgebiet zum Nest führen würde. Erst wenn das — wie bei den durchgeführten Versetzungen in verschiedene Richtungen und Entfernungen von der Nestöffnung — nicht der Fall ist, der menotaktisch gesteuerte Laufkurs die HH also nicht in Gebiete mit bekannter Landmarken-Konstellation führt, geben auch sie ihren geradlinigen Orientierungskurs auf.

Während der Rückorientierung zum Nest spielen also bei DD wie HH Geländemarken eine entscheidende, wenn bei beiden Funktionstypen auch unterschiedlich stark bewertete Rolle. Da die Geländemarken in ihrer Gesamtheit die Musterkonfiguration längs des Horizonts bilden — weswegen sie im folgenden als „Horizontmarken" bezeichnet werden sollen —, stellt sich die Frage, ob die relevanten Reizparameter dieser Horizontmarken im Labor-Experiment einer näheren Analyse zugänglich sind. Auch von anderen Insekten wissen wir, dass vertikal über den Horizont aufragenden Schwarz-Weiss-Mustern bei der optischen Orientierung besondere Bedeutung zukommt (*Melolontha melolontha:* SCHNEIDER, 1952; *Schistocerca gregaria:* WALLACE, 1958; *Bembix rostrata:* IERSEL und ASSEM, 1964, CHMURZYNSKI, 1964, 1967; *Formica rufa:* VOSS, 1967; *Apis mellifica* ♂: RUTTNER und RUTTNER, 1966; *Apis mellifica* Arbeiterin: WEHNER, 1967; *Oecanthus pellucens, Achaeta domesticus, Nemobius silvestris:* JANDER, 1966; *Tenebrio molitor:* JANDER, 1968; *Drosophila melanogaster* und *D. subobscura:* WEHNER, GARTENMANN und JUNGI, 1969).

MATERIAL UND METHODE

Die Versuchstiere *(Cataglyphis bicolor*, ssp. *nigra, Formicinae)* wurden am 22. 4. 68 drei verschiedenen Nestern einer Kolonie in der Experimental Citrus Station Zarafin, 8 km westlich von Ramla (Israel), entnommen, zu jeweils 10—20 Exemplaren in einzelnen Kunststoffgefässen ($5 \times 5 \times 8$ cm) nach Zürich transportiert und dort in ein gemeinsames Kunstnest überführt. Der Boden dieses Kunstnestes ($70 \times 70 \times 25$ cm) enthielt eine Gipsplatte, der von oben durch Röhren Wasser zugeführt werden konnte, so dass sich im Nest ein den natürlichen Verhältnissen entsprechender Feuchtigkeitsgradient ergab. Eine mit einem Thermostat verbundene Infrarot-Lampe hielt die Temperatur an der Nestober-

fläche im Bereich von 20°—25° C konstant. Als Futter dienten frisch getötete Bienen *(Apis mellifica)* und Fliegen *(Musca domestica)*.

Die Versuche wurden in den Monaten Mai—Juli 1968 am Zoologischen Institut der Universität Zürich von Fräulein phil. nat. E. Faller ausgeführt. Zwischen Beginn und Ende der Versuchszeit liessen sich keine Unterschiede im Orientierungsverhalten nachweisen. Zudem wurden die Versuche der einzelnen Serien so über die drei Monate verteilt, dass sich ein möglicher Einfluss der zunehmenden Haltungsdauer nicht in systematischen Fehlern, sondern lediglich in einer grösseren Streuung der Resultate ausdrücken könnte.

Als Versuchsanordnung diente eine trommelförmige Arena ($r = 25$ cm, $h = 35$ cm), an deren Innenseite die Schwarz-Weiss-Muster angebracht waren und die von einer zentriert über dem Mittelpunkt der Arena befestigten Reflektorbirne (Osram Concentra, 100 W, 2600—2700° K) beleuchtet wurde. Die Gesamthelligkeit in der Arena betrug 1500 Lux, der Musterkontrast zwischen den schwarzen und weissen Flächen $I^w—I^s/I^w+I^s = 0{,}96$. Den Boden der Arena bildete eine Sektorenscheibe, die die Laufrichtungen der im Zentrum der Arena mit Hilfe eines Exhaustors einzeln freigelassenen Ameisen in 3 verschiedenen Entfernungen vom Auflasspunkt ($r = 8$, 16 und 24 cm) auf 10° genau zu protokollieren erlaubte. Nach jeweils 10 Läufen wurde die Arena um 90° gedreht, während die übrigen Teile der Versuchsanordnung in ihrer Raumlage konstant blieben. Auf diese Weise konnten andere Reizparameter als die auf der Innenseite der Arenawandung angebrachten Schwarz-Weiss-Muster für die Orientierung der Ameisen ausgeschaltet werden.

Jede individuell markierte Ameise absolvierte nach mindestens 1-stündiger Dunkeladaptation 10 Läufe unmittelbar hintereinander. Kontrollversuche, bei denen Ameisen zu 50 aufeinander folgenden Läufen — zwischen jeweils 10 Läufen lag eine Dunkeladaptationszeit von 30 min. — herangezogen wurden, ergaben zwischen den ersten und letzten 10 Läufen keine signifikant verschiedenen Orientierungszeiten ($0{,}54 \leq p \leq 0{,}82$ bei 6 Tieren mit je 50 Läufen; t-Test).

ERGEBNISSE

In getrennten Serien wurden mit Individuen der beiden extremen Grössenklassen von *Cataglyphis bicolor* die folgenden Versuchsprogramme durchgeführt:

1. Orientierung gegenüber Schwarz- und Weissflächen sowie den diese Flächen begrenzenden vertikalen Kontrastlinien (Abb. 1);

2. Orientierung gegenüber äquidistanten Schwarz-Weiss-Streifenmustern in vertikaler und horizontaler Lage (Abb. 2).

In der ersten Versuchsserie besitzt die Arena eine zu 180° schwarze und zu 180° weisse Musterauskleidung; die Musterhöhe beträgt, vom Zentrum aus gesehen, $h = 55{,}5°$. Bei der Darstellung der Ergebnisse über linearer Reizskala sind die zirkulär verteilten Daten um die Symmetrieachse der Musteranordnung (Zentrum Weiss — Zentrum Schwarz) geklappt und die sich jeweils symmetrisch entsprechenden Werte addiert worden. Auf diese Weise lässt sich der Unterschied im optischen Orientierungsverhalten der grossen und kleinen Arbeiterinnen von Cataglyphis bicolor deutlich demonstrieren: Während das Richtungsdiagramm der kleinen Individuen ein eindeutiges Maximum an den vertikalen Kontrastlinien aufweist und die Anlaufhäufigkeit des Schwarzsektors die des Weisssektors signifikant übertrifft ($p < 0{,}001$, χ^2-Test), liegt die Vorzugsrichtung der grossen Individuen im Zentrum des Weissbereichs; nicht einmal die Kantensektoren sind in diesem Fall durch erhöhte Anlauffrequenzen ausgezeichnet.

Eindrucksvoll werden diese Befunde durch die zweite Versuchsserie bestätigt, bei der sich zwei äquidistante Streifenmuster einer Wellenlänge von $\lambda = 26°$ und einer Breite von $\alpha = 90°$ gegenüber stehen, von denen das eine horizontal, das andere vertikal orientiert ist. Wieder können die Messdaten um eine Symmetrieachse (Zentrum Vertikal — Zentrum Horizontal) geklappt und entsprechend addiert werden (Abb. 2). Auch bei dieser Musterkonfiguration bevorzugen die grossen Individuen die Weissektoren zwischen den Streifenmustern, während die kleinen Arbeiterinnen gerade gegensätzliches Verhalten zeigen und zudem das vertikale Muster stärker als das horizontale frequentieren ($p < 0{,}001$; χ^2-Test). Alle diese Ergebnisse lassen sich schon den Daten des ersten Messkreises entnehmen, von dem aus der obere Arenarand unter einem Sehwinkel von $h = 64{,}1°$ erscheint, treten aber mit zunahmender Entfernung vom Auflasspunkt immer deutlicher hervor. In Abb. 1 und 2 sind die Richtungsdiagramme für Messkreis 2 ($h = 75{,}6°$) und Messkreis 3 ($h = 88{,}3°$) aufgeführt.

DISKUSSION

Zahlreiche — vor allem bodenlebende — Insekten zeigen eine spontane Lauftendenz auf vertikale Kontrastlinien oder Streifenmuster (*Coccinella septempunctata:* Tischler, 1936; *Carausius morosus:* Kalmus, 1937; *Lymantria monacha:* Hundertmark, 1937; *Ips curvidens:* Hierholzer, 1950; *Schistocerca gregaria:* Williams, 1954, Wallace, 1958; *Rhadinoceraea micans:* Sägesser und Lüscher, 1959; *Nemobius sylvestris:* Campan und Medioni, 1963; *Formica rufa:* Voss, 1967). Diese Leistung der Mustererkennung kann nicht dadurch erklärt werden — wie das gelegentlich versucht worden ist (Wolf, 1933; Zerrahn, 1933; Wolf und Zerrahn-Wolf, 1935) —, dass senkrechte Kontrastlinien bei einem sich vor allem in der Horizontalebene bewegenden Insekt maximale Reizwechsel-

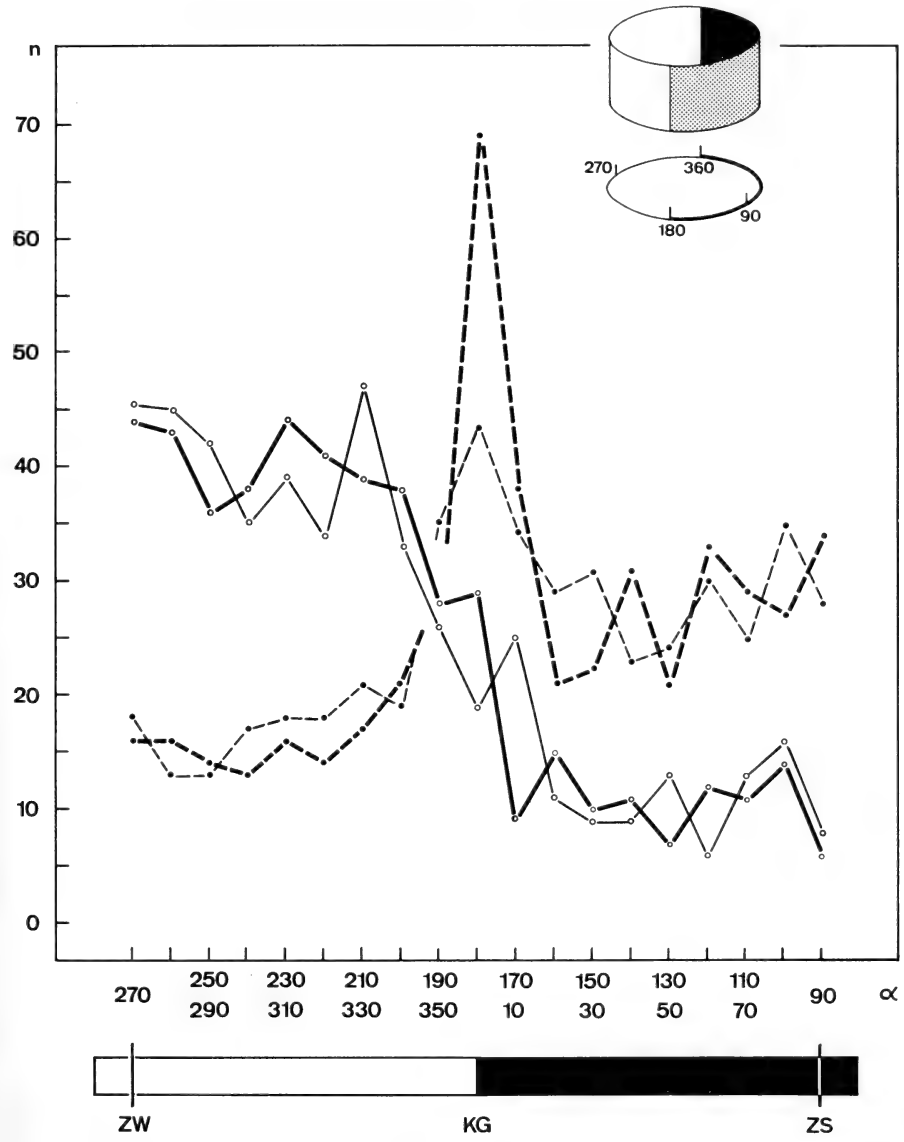


ABB. 1.

Die Richtungsorientierung von *Cataglyphis bicolor* (ausgezogene Kurven: oberste Grössenklasse, unterbrochene Kurven: unterste Grössenklasse) gegenüber Schwarz- und Weiss-Flächen sowie Kontrastlinien. Die in der Arena (siehe Einschaltfigur) zirkulär verteilten Richtungsangaben wurden um die Symmetrieachse Zentrum Schwarz — Zentrum Weiss gespiegelt, die sich symmetrisch entsprechenden Werte addiert und über linearer Skala aufgetragen. Dabei müssen die Werte für $\alpha = 90°$ und $\alpha = 270°$ verdoppelt werden, um mit den übrigen vergleichbar zu sein. Die Musterhöhe beträgt, vom Zentrum aus gesehen, $h = 55{,}5°$; *KG* = Kontrastlinie; *ZW* = Zentrum Weiss; *ZS* = Zentrum Schwarz; dick ausgezogene Kurven gelten für Messkreis 3 ($h = 88{,}3°$), dünn ausgezogene für Messkreis 2 ($h = 75{,}6°$); α = musterbezogene Richtungsangabe in der Arena; n = Anzahl der Testläufe. N = 900. Weitere Erklärungen im Text.

frequenzen am Ommatidienraster auslösen und die betreffenden Insekten stets das bezüglich der Intensitätswechsel reizintensivste Muster bevorzugen; denn einmal liegen aus neuerer Zeit Beispiele dafür vor, dass sich Insekten spontan keineswegs immer der Musteranordnung zuwenden, die die höheren Frequenzen an Intensitätswechseln bewirkt (*Schistocerca gregaria:* WALLACE, 1958; *Stenus bipunctatus:* JANDER und VOSS, 1963; *Formica rufa:* VOSS, 1967), zum anderen können näher analysierte Leistungen der Mustererkennung (optische Winkelmessung bei *Apis mellifica:* WEHNER, in Vorbereitung) in ihrem Mechanismus überhaupt nicht aufgrund des reinen Summenwertes an Intensitätswechseln verstanden werden, sondern sind an richtungsspezifische zentralnervöse Analysatoren gebunden. Ausserdem sind Fälle einer situationsspezifischen Musterbevorzugung bekannt: Bienen wählen während des Hinfluges zum Futterplatz das konturenreichere, während des Rückfluges zum Stock dagegen das an Konturen ärmere Muster (JACOBS-JESSEN, 1959). Bestimmte Musterpräferenzen hängen also wie alle Leistungen des Formensehens nicht allein von einem bestimmten retinalen Erregungsmuster ab, sondern sind an zentrale, einer efferenten Kontrolle zugängliche Verrechnungsmechanismen gebunden.

Das lässt sich besonders eindrücklich anhand der interindividuellen Unterschiede im optischen Orientierungsverhalten der Wüstenameise *Cataglyphis bicolor* demonstrieren. Vertreter der beiden extremen Grössenklassen dieser polymorphen Art — Zwischenformen wurden nicht untersucht — zeigen nämlich gegenüber verschiedenen vertikal gebotenen Schwarz-Weiss-Mustern („Horizontmarken") unterschiedliche Orientierungsleistungen, indem die grossen Individuen nur Weissflächen anlaufen, die kleinen Arbeiterinnen dagegen Schwarzflächen sowie senkrechte Kontrastlinien bevorzugen. Da die kleinen Individuen überwiegend als Bau-Ameisen oder reine Innendiensttiere beobachtet werden, die Jagd-Ameisen dagegen meistens die grössten Individuen stellen, gehen den unterschiedlichen Orientierungsleistungen der *Graber* und *Jäger*, wie sie in Versetzungsexperimenten im Freiland ermittelt wurden (WEHNER, 1969; WEHNER und MENZEL, 1969), entsprechende Unterschiede in der Orientierung gegenüber schwarz-weissen Horizontmarken parallel.

Da noch nicht bekannt ist, ob die Funktionentrennung in *Graber* und *Jäger* fest determiniert ist oder einen vom jeweiligen Grad der Individualentwicklung abhängigen Funktionszustand darstellt, muss zunächst noch unentschieden bleiben, ob beim Einzeltier das eine optische Orientierungsverhalten in das andere umschlagen kann. Nach Auswertung des Materials von 212 im Freiland individuell markierten Ameisen eines Nestes, die während der auf den Markierungstermin folgenden 10—20 Tagen kontrolliert wurden, liegen einige Fälle vor, bei denen Jäger zuvor als Graber auftraten. Möglicherweise folgt also in der Individualentwicklung von *Cataglyphis bicolor* die Jagdphase auf die Bauphase; doch reicht unser Material bisher noch keineswegs aus, um diese Frage endgültig zu

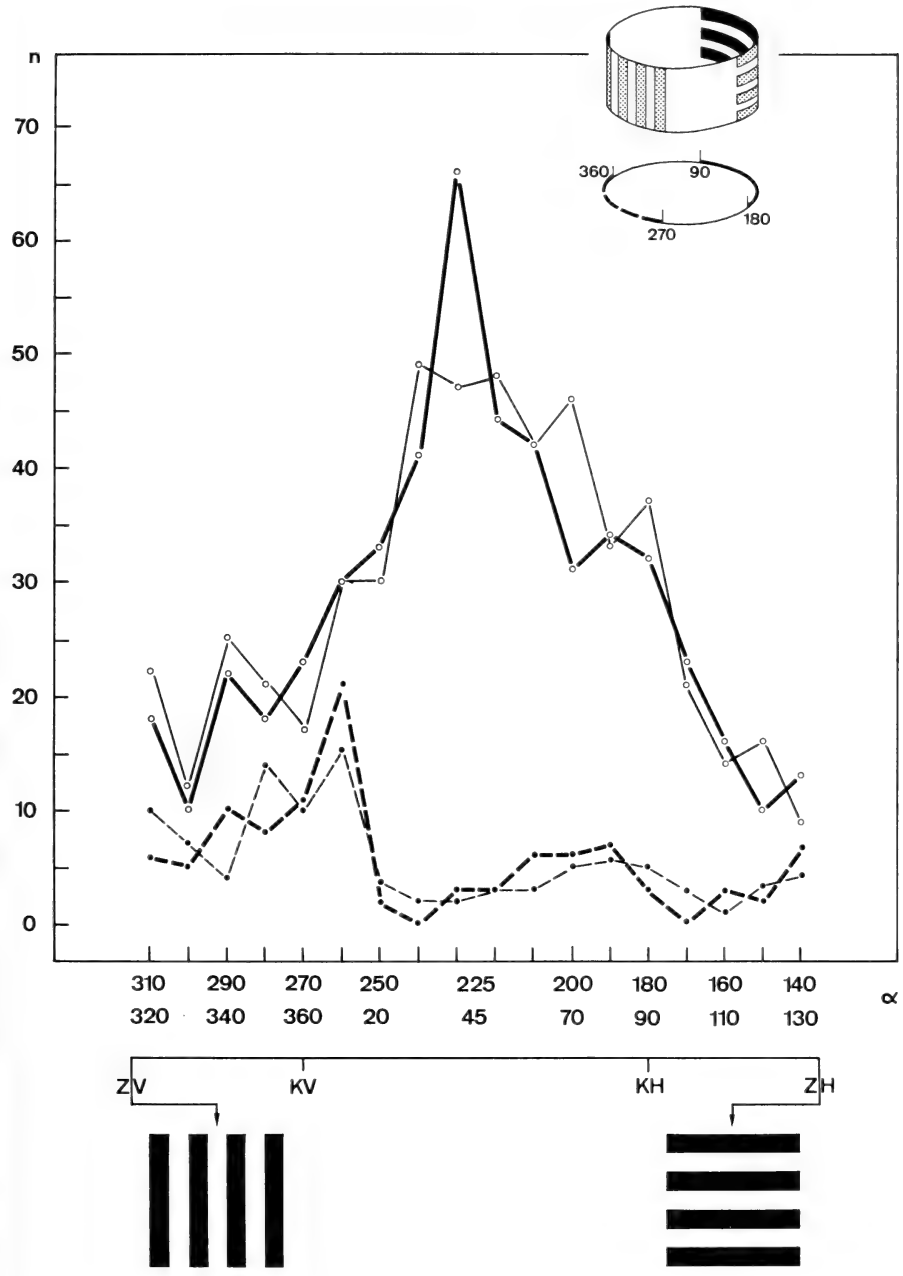


ABB. 2.

Die Richtungsorientierung von *Cataglyphis bicolor* (ausgezogene Kurven: oberste Grössenklasse, unterbrochene Kurven: unterste Grössenklasse) gegenüber vertikalen und horizontalen äquidistanten Streifenmustern sowie Weiss-Flächen. Wellenlänge der Streifenmuster $\lambda = 26°$, Höhe $h = 55{,}5°$, Breite $b = 90°$. Die zirkulär verteilten Richtungsangaben sind in gleicher Weise wie in Abb. 1 über linearer Reizskala aufgetragen. *ZV* = Zentrum des vertikalen Musters; *ZH* = Zentrum des horizontalen Musters; *KV* = Grenze des vertikalen Musters gegen die Weiss-Sektoren; *KH* = Grenze des horizontalen Musters gegen die Weiss-Sektoren. N = 550.

klären. Interesse verdient in diesem Zusammenhang freilich die Tatsache, dass *Graber* von Träger-Ameisen innerhalb der Kolonie verfrachtet und damit wohl stets zu den Nestern transportiert werden können, an denen ein Bedarf an *Grabern* herrscht (WEHNER und LUTZ, 1969). Es wäre möglich, dass auf diese Weise die Bau-Ameisen ihre anhand der Versetzungsexperimente ermittelte geringe Ortskenntnis (WEHNER und MENZEL, 1969) vergrössern, die Individuentransporte also für die transportierten Ameisen zugleich „Lernläufe" darstellen und damit vieleicht den Übergang zum *Jäger*-Stadium begünstigen.

Sollte sich diese Vermutung bestätigen, dass Bau- und Jagdphase — zumindest bei einem Teil der Individuen — zwei aufeinander folgenden Stadien innerhalb der Individualentwicklung bilden, erhebt sich die auch von lernphysiologischer Seite her interessante Frage, wie und unter welchen Bedingungen die bei *Grabern* und *Jägern* so unterschiedlichen optischen Orientierungsleistungen gegenüber Schwarz-Weiss-Mustern von einer Orientierungsweise in die andere umschlagen können.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Bei der nordafrikanisch-vorderasiatischen Wüstenameise *Cataglyphis bicolor* lassen sich durch individuelle Markierung der Tiere *Graber* und *Jäger* unterscheiden. Während die kleinsten Individuen *(SS)* meist zur ersten Gruppe gehören, werden nur die grössten *(LL)* als *Jäger* beobachtet, können aber auch als *Graber* auftreten.

2. Versetzungsexperimente ergeben für *Graber* und *Jäger* unterschiedliche optische Orientierungsleistungen. Ausserhalb des nestnahen Bekanntheits-Bereichs, der durch Horizontmarken charakterisiert und bei den *Jägern* viel ausgedehnter als bei den *Grabern* ist, schalten die *Jäger* auf einen erlernten menotaktischen Sonnenazimut-Kurs um, während die *Graber* ungerichtete Suchläufe ausführen.

3. In einer zylindrischen Arena wurde die optische Orientierung der *SS* und *LL* nach Schwarz- und Weiss-Flächen sowie horizontalen und vertikalen Streifenmustern geprüft. Während die *SS* Schwarzflächen und vor allem vertikale Kontrastlinien bevorzugen, zeigen die *LL* ein ausgeprägtes Maximum ihrer Verteilungskurve im Weiss-Bereich (Abb. 1 und 2).

4. Es ist noch nicht bekannt, ob *Graber* und *Jäger* fest determinierte Kasten oder nur zwei Funktionstypen darstellen, die von jeder Ameise während ihrer Individualentwicklung durchlaufen werden. Da zumindest bei einigen Individuen ein Funktionswechsel vorzukommen scheint, wird die Frage diskutiert, inwieweit Lernprozesse bei der Einstellung eines bestimmten optischen Orientierungsverhaltens beteiligt sind.

Résumé

1. Chez la fourmi *Cataglyphis bicolor* largement répandue dans les régions de désert en Afrique du Nord et en Asie Mineure, il y a deux groupes, les *bâtisseuses* et les *chasseuses*. On a pu les distinguer en marquant les individus. Cependant les plus petits individus *(SS)* font toujours partie du premier groupe, les plus grands *(LL)* sont en général du second groupe, mais ils ont aussi la possibilité de bâtir.

2. Par des expériences de transfert on peut montrer que les *bâtisseuses* et les *chasseuses* ont des capacités différentes d'orientation optique. Placées hors du domaine connu qui entoure l'entrée de leur nid, les *chasseuses* poursuivent un cours ménotactique d'après la position du soleil. Cependant les *bâtisseuses* éloignées du domaine connu, qui est moins grand que chez les *chasseuses*, ne sont pas capables de s'orienter et cherchent leur nid sans méthode.

3. Au laboratoire on a étudié l'orientation optique de ces deux groupes par rapport à des rayures noires et blanches. Dans un cylindre creux les *SS* préfèrent le domaine noir et surtout les lignes verticales où le noir et le blanc se joignent. Pour les *LL* au contraire un maximum net de leur distribution se trouve dans le domaine blanc. (Fig. 1 et 2.)

4. Il n'est toujours pas connu, si les *bâtisseuses* et les *chasseuses* sont des castes génétiquement fixées ou s'il s'agit de stades fonctionnels par lesquels une fourmi passe au cours de son développement. Puisque le statut social ne semble pas être fixé, du moins chez quelques individus, on pourrait se demander jusqu'à quel degré le pouvoir d'orientation optique, chez les *chasseuses*, est une qualité apprise.

Summary

1. In the ant *Cataglyphis bicolor*, widely distributed in the desert regions of North Africa and Minor Asia, *diggers* and *hunters* can be defined by means of individually marked ants. Whereas the smallest individuals *(SS)* always belong to the first group, the largest *(LL)* have the function of hunting, but can be observed as digging ants too.

2. By means of displacement experiments it can be shown that *diggers* and *hunters* are characterized by different abilities of optical orientation behaviour. Outside the known area surrounding the nest entrance and being much larger in the *hunters* than in the *diggers* the *hunters* switch over to a learned menotactical course according to the position of the sun, whereas the *diggers* search around at random.

3. In laboratory experiments the optical orientation of these two groups of ants towards patterns of black and white areas was investigated. In a circular drum the *SS* prefer the black area and, above all, the vertical contrast lines. The *LL*, however, show a pronounced peak of their distribution curve in the white area (Figs. 1 and 2).

4. It is still unknown, whether *diggers* and *hunters* are genetically fixed castes or only two functional states, which are passed through by an ant during development. Since, at least in some individuals, the social status does not seem to be fixed, the question is discussed, how far learning processes are involved in determining a certain optical orientation behaviour.

LITERATUR

CAMPAN, R. und J. MEDIONI. 1963. *Sur le comportement "scototactique" du Grillon Nemobius sylvestris.* C. R. Soc. Biol. (Paris) 157: 1690—1695.

CHMURZYNSKI, J. A. 1964. *Studies on the stages of spatial orientation in female Bembix rostrata returning to their nests (Hymenoptera, Sphegidae).* Acta Biol. Exper. (Warsaw) 24: 103—132.

— 1967. *On the role of relations between landmarks and the nest-hole in the proximate orientation of female Bembix rostrata (Hymenoptera, Sphegidae).* Acta Biol. Exper. (Warsaw) 27: 221—254.

HIERHOLZER, O. 1950. *Ein Beitrag zur Frage der Orientierung von Ips curvidens.* Z. Tierpsychol. 7: 588—620.

HUNDERTMARK, A. 1937. *Das Formunterscheidungsvermögen der Eiraupe der Nonne (Lymantria monacha).* Z. vergl. Physiol. 24: 563—582.

IERSEL, J. J. A. VAN und J. VAN DEN ASSEM. 1964. *Aspects of orientation in the digger-wasp Bembix rostrata.* Anim. Behav. Suppl. 1: 145—162.

JACOBS-JESSEN, U. F. 1959. *Zur Orientierung der Hummel und einiger anderer Hymenopteren.* Z. vergl. Physiol. 41: 597—641.

JANDER, R. 1966. *Die Phylogenie von Orientierungsmechanismen der Arthropoden.* Zool. Anz. Suppl. 29: 266—306.

— 1968. *Über die Ethometrie von Schlüsselreizen, die Theorie der telotaktischen Wahlhandlung und das Potenzprinzip der terminalen Cumulation bei Arthropoden.* Z. vergl. Physiol. 59: 319—356.

— und C. VOSS. *Die Bedeutung von Streifenmustern für das Formensehen der Roten Waldameise (Formica rufa).* Z. Tierpsychol. 20: 1—9.

KALMUS, H. 1937. *Photohorotaxis, eine neue Reaktionsart, gefunden an den Eilarven von Dixippus.* Z. vergl. Physiol. 24: 644—655.

RUTTNER, F. und H. RUTTNER. 1966. *Untersuchungen über die Flugaktivität und das Paarungsverhalten der Drohnen. 3. Flugweite und Flugrichtung der Drohnen.* Z. Bienenforsch. 8: 332—354.

SÄGESSER, H. und M. LÜSCHER. 1959. *Über die Orientierung der Larven von Rhadinoceraea micans (Irisblattwespe).* Rev. Suisse Zool. 66: 343—346.

SCHNEIDER, E. 1952. *Untersuchungen über die optische Orientierung der Maikäfer (Melolontha vulgaris und Melolontha hippocastani) sowie über die Entstehung von Schwärmbahnen und Befallskonzentrationen.* Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 25: 269—340.

TISCHLER, W. 1936. *Ein Beitrag zum Formensehen der Insekten.* Zool. Jb. Allg. Zool. Physiol. 57: 157—202.

VOSS, C. 1967. *Über das Formensehen der roten Waldameise (Formica rufa — Gruppe).* Z. vergl. Physiol. 55: 225—254.

WALLACE, G. K. 1958. *Some experiments on form perception in the nymphs of the desert locust, Schistocerca gregaria.* J. exp. Biol. 35: 765—775.

WEHNER, R. 1967. *Pattern recognition in bees.* Nature (London) 215: 1244—1248.

— 1969. *Optische Orientierungsmechanismen im Heimkehr-Verhalten von Cataglyphis bicolor Fab. (Formicidae, Hymenoptera).* Rev. Suisse Zool. 75: 1076—1085.

— G. GARTENMANN und T. JUNGI. 1969. *Contrast perception in eye colour mutants of Drosophila melanogaster and Drosophila subobscura.* J. Insect Physiol. 15: 815—823.

— und P. LUTZ. 1969. *Orientierungsleistungen beim Nestbau-Verhalten der Wüstenameise Cataglyphis bicolor Fab. I. Nestarchitektur und Bauverhalten.* Ber. Senck. Naturforsch. Ges. 164: 192—194.

— und R. MENZEL. 1969. *Homing in the ant Cataglyphis bicolor.* Science 164: 192—194.

WILLIAMS, L. H. 1954. *The feeding habits and food preference of Acrididae and factors which determine them.* Trans. Roy. Soc. London 105: 423—452.

WOLF, E. 1933. *Das Verhalten der Bienen gegenüber flimmernden Feldern und bewegten Objekten.* Z. vergl. Physiol. 20: 151—161.

— und G. ZERRAHN-WOLF. 1935. *The effect of light intensity, area and flicker frequency on the visual reactions of the honey bee.* J. gen. Physiol. 18: 853—863.

ZERRAHN, G. 1933. *Formdressur und Formunterscheidung bei der Honigbiene.* Z. vergl. Physiol. 20: 117—150.

Tome 76, nº 14 — Juin 1969

Ossifikation der Extremitäten des Kaninchens *(Oryctolagus cuniculus)*

von

Vreni GÄTZI
Zoologische Anstalt Basel

Mit 2 Tabellen

Für einen Gestaltvergleich von Feten und postnatalen Säugerstadien können mit Vorteil Ossifikationsmerkmale herbeigezogen werden (MÜLLER 1968). Es zeigt sich nun, dass Angaben über die Skelettentwicklung der Mammalia noch recht lückenhaft sind. In der von CURGY (1965) herausgegebenen Zusammenstellung der diesbezüglichen Studien fehlen zum Beispiel genauere Angaben über den leicht zu züchtenden *Oryctolagus cuniculus*. Eine Publikation der hier vorliegenden Ergebnisse dürfte deshalb trotz der an sich zu geringen Anzahl der untersuchten Individuen gerechtfertigt sein.

Die Untersuchung der Extremitäten wurde mit Hilfe von Aufhellungspräparaten (Färbung der Knochensubstanz mit Alizarinrot) durchgeführt. Schnittserien von einigen Stadien bestätigten die Ergebnisse.

Die Kaninchen stammten aus drei verschiedenen Würfen. Alle gehörten der Rasse "Gelbsilber" an (Adultgewicht 2,5—3 kg).

Wurf I: Wurfgrösse 7 Junge. Davon fixiert 6 im Alter von

¾ Tagen	6 Tagen
3¾ Tagen	7¾ Tagen
4¾ Tagen	8¾ Tagen

Wurf II: Wurfgrösse 5 Junge. Davon fixiert 4 im Alter von

0 Tagen	2 Tagen
1 Tag	10¼ Tagen

Infolge der täglichen Reduktion der an sich schon eher mittleren Jungenzahl von Wurf I und II zeigten die Kaninchen wahrscheinlich ein überdurchschnittliches Wachstum. Die Augen öffneten sich nach 10 Tagen.

Wurf III: Wurfgrösse 10 Junge, wovon eines mangels Nahrung starb. Es wurden 6 Junge fixiert im Alter von

11 Tagen	14 Tagen
12 Tagen	16 Tagen
13 Tagen	18 Tagen

Da bis zum 11. Tag alle Jungen am Leben waren, ist die tägliche Gewichtszunahme gering.

Die Augen öffneten sich durchschnittlich einen Tag später als bei Wurf I und II.

Aus diesen drei Würfen ergab sich also eine relativ lückenlose Reihe von Stadien vom neugeborenen bis zum 18-tägigen Kaninchen. Leider aber waren die Bedingungen, unter denen die Jungen aufwuchsen, sehr unterschiedlich, indem besonders die 0- bis 10-tägigen Tiere stark bevorzugt waren. Ausgerechnet in dieser Zeit treten jedoch die Ossifikationskerne in Hand- und Fusswurzel sowie die Epiphysenkerne fast aller Extremitätenknochen auf. Beim 11 Tage alten, aus Wurf III stammenden Tier sind alle vorhandenen Knochenkerne durchwegs kleiner als beim 10-tägigen Jungen aus Wurf II. Ausserdem sind einige Kerne, die nach 10 Tagen vorhanden sind, bei den nächstfolgenden nicht sichtbar (in der Tabelle mit ! hervorgehoben).

In der Tabelle sind die Ergebnisse meiner Untersuchung zusammengefasst. Es bedeutet:

— im Aufhellungspräparat ist kein Knochenkern zu sehen

+ Knochenkern vorhanden.

Ich danke Herrn Professor A. Portmann für die Anregung zu dieser Arbeit und Fräulein Dr. F. Müller für ihre wertvolle Anleitung und Förderung. Das Tiermaterial wurde mir von der Firma J. R. Geigy, AG, Basel, freundlicherweise zur Verfügung gestellt.

LITERATUR

CURGY, J. J. 1965. *Apparition et soudure des points d'ossification des membres dans la série des Mammifères.* Mém. Mus. nat. Hist. nat. Série A. 32: 173—307.

MÜLLER, F. 1968. *Methodische Gesichtspunkte zum Studium der Säuger-Ontogenesetypen.* Rev. suisse Zool. 75: 630—643.

PETRI, Ch. 1935. *Die Skelettentwicklung beim Meerschwein.* Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich. LXXX.

A. *Vorderextremität von* Oryctolagus cuniculus

Alter in Tagen			0	¾	1	2	3¾	4¾	6	7¾	8¾	10¼	11	12	13	14	16	18
	CURGY	PETRI																
Humerus-Diaphyse	vor Geburt	vor Geb.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Radius-Diaphyse	vor Geburt	vor Geb.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ulna-Diaphyse	vor Geburt	vor Geb.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Humerus prox. Ep.	vor Geburt	vor Geb.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Humerus dist. Ep.	vor Geburt	vor Geb.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ulna prox. Ep.	± vor Geburt	± vor G.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Radius prox. Ep.	nach Geburt	nach Geb.	±	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ulna dist. Ep.	nach Geburt	nach Geb.	±	—!	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Radius dist. Ep.	nach Geburt	nach Geb.	±	—!	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Pisiforme	6 Wo. n. Geb.	± vor G.	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Triquetrum	vor 18. Tag	nach Geb.	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Trapezium	nach 18. Tag	nach Geb.	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Scaphoid	vor 18. Tag	nach Geb.	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lunatum	vor 18. Tag	nach Geb.	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Hamatum	vor 18. Tag	nach Geb.	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Centrale	vor 18. Tag	nach Geb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+!	—	—	—	—	—	—
Trapezoid	nach 18. Tag	nach Geb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Capitatum	vor 18. Tag	nach Geb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Metacarpalia I—V (Diaphysen)	I: 18. Tag II-V: vor Geb.	vor Geb.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Grundphalangen I—V (Diaphysen)	I: 18. Tag II-V: vor Geb.	vor Geb.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Mittelphalangen II–V (Diaphysen)	vor Geburt	vor Geb.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Endphalangen I–V (Diaphysen)	vor Geburt	vor Geb.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Metacarp. dist. Ep. II	8.—12. Tag	nach Geb.	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
III–V			—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Grundphal. prox. Ep. I–V	18.—28. Tag	nach Geb.	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Mittelphal. prox. Ep. II–V	18.—28. Tag	nach Geb.	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+ (V-!)	+	+	+	+	+
Sesambeine	28.—33. Tag	nach Geb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

TABELLE 1b

B. *Hinterextremität von* Oryctolagus cuniculus

Alter in Tagen			0	¾	1	2	3¾	4¾	6	7¾	8¾	10¼	11	12	13	14	16	18
	CURGY	PETRI																
Femur-Diaphyse	vor Geburt	vor Geb.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Tibia-Diaphyse	vor Geburt	vor Geb.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Fibula-Diaphyse	vor Geburt	vor Geb.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Tibia prox. Ep.	vor Geburt	vor Geb.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Femur dist. Ep.	Ende 1.–2. Wo.	vor Geb.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Fibula dist. Ep.	vor 10. Tag	nach Geb.	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Tibia dist. Ep.	vor 10. Tag	nach Geb.	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Femur prox. Ep.	Ende 1.–2. Wo.	nach Geb.	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Fibula prox. Ep.	3 Wochen	nach Geb.	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—!	—!	+	+	+	+
Patella	nach Geburt	nach Geb.	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	—!	—!	—!	—!	+	+
Calcaneus	vor Geburt		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Talus	vor Geburt		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Naviculare	nach Geburt	nach Geb.	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Entocuneiforme	nach Geburt	nach Geb.	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ectocuneiforme	nach Geburt	nach Geb.	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cuboid	nach Geburt	nach Geb.	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Mesocuneiforme	nach Geburt	nach Geb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Tuber calcanei	33. Tag		—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Metatarsalia Diaph.	vor Geburt	vor Geb.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Grundphalangen D.	vor Geburt	vor Geb.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Mittelphalangen D.	vor Geburt	vor Geb.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Endphalangen D.	vor Geburt	vor Geb.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Metatarsalia dist. Ep. II und III	8.—12. Tag	nach Geb.	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
IV und V			—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Grundphal. prox. Ep. IV	18.—28. Tag	nach Geb.	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—!	+	+	+	+
II und III			—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—!	—!	+	+	+	+
V			—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—!	—!	—!	+	+	+
Mittelphal prox. Ep. II, III, IV	18.—28. Tag	nach Geb.	—	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
V			—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	±	+	+	+	+	+
Sesambeine	nach Geburt	nach Geb.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Remarques sur la famille des Syarinidae J. C. Chamberlin (Arachnides, Pseudoscorpions) à propos de la description d'une nouvelle espèce: *Pseudoblothrus thiebaudi,* habitant les cavernes de Suisse

par

Max VACHON
Muséum national d'Histoire naturelle — Paris

En 1966, dans sa mise au point des connaissances relatives à la faune des grottes de Suisse, P. STRINATI [11] attire l'attention sur les Pseudoscorpions de la famille des Syarinidæ et spécialement sur ceux appartenant au genre *Pseudoblothrus* Beier. Ce genre comprend actuellement cinq espèces troglobies: *rozkowskii* Redikorzev (grotte de Crimée), *ellingseni* Beier (grotte du Piémont), *peyerimhoffi* Beier (grottes des Basses-Alpes et des Alpes-Maritimes), *strinatii* Vachon (grottes du Jura suisse), *thiebaudi* Vachon (grottes des Alpes calcaires suisses). La diagnose de cette dernière espèce, dont nous avons entretenu le Dr P. STRINATI lors de la rédaction de son travail en 1965, n'avait pas encore été publiée. La présente note comble cette lacune et se termine par quelques remarques sur la famille des Syarinidæ.

Cette espèce, nouvelle pour la Science, est dédiée à l'un de ses inventeurs, M. A. THIÉBAUD, spéléologue.

Pseudoblothrus thiebaudi n.sp.

Spécimens étudiés: 1 ♂, holotype, Neuenbürgenhöhle, LU 2, Alpes calcaires, canton de Lucerne; 15-X-1961, A. THIÉBAUD. 1 ♂ (en très mauvais état), gouffre

du Chevrier, VD 39, Alpes calcaires, canton de Vaud; 21-VII-1960, P. STRINATI et V. AELLEN. Les deux exemplaires ont été montés en préparations et sont conservés au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

DESCRIPTION DU ♂ HOLOTYPE DE LA NEUENBÜRGENHÖHLE

Téguments lisses, céphalothorax, pattes-mâchoires et chélicères de teinte pâle, peu chitinisés.

Céphalothorax 1,2 fois aussi long que large (fig. 1); bord antérieur non denticulé formant un angle obtus et sans épistome différencié; deux sillons transverses à peine visibles; 4 soies antérieures et 6 postérieures, 6 soies oculaires dont 4 d'un côté et 2 de l'autre, 6 soies intermédiaires et 4 médianes, soit en tout 26 soies. Pas d'yeux, ni de taches oculaires. Toutes ces soies, comme celles du corps, sont simples et fines.

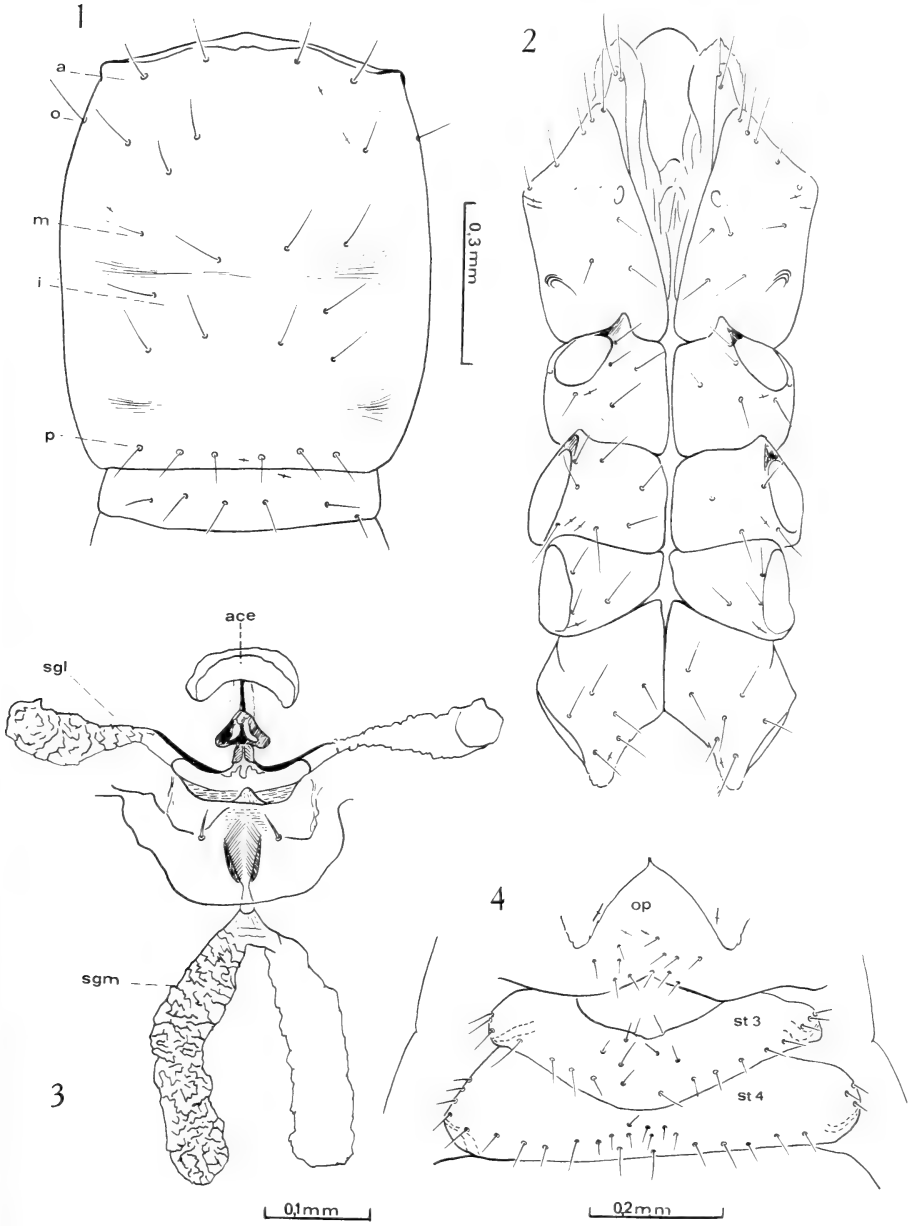
Tergites non divisés et ornés d'une seule rangée de soies de longueur inégale; formule chétotaxique: 5-7-10-10-12-12-13-12-13-9.

Sternites: 12 soies sur la plaque génitale antérieure ou opercule (op. fig. 4); 17 soies sur la plaque génitale postérieure du sternite 3 (st^3 fig. 4), dont 5 centrales; 3 soies latérales le long de chaque stigmate; 2 soies (fig. 3 et 4) à l'intérieur de la chambre génitale; sternite 4 (fig. 4): 22 soies dont 14 postérieures en ligne transverse; 3 ou 4 soies stigmatiques; sternite 5: 20 soies dont 13 postérieures en série transverse et 7 restant au centre du sternite; sternite 6: 14 soies dont 11 en série postérieure transverse et 3 au centre formant une seconde série; aucune trace de glande (et de plaques criblées) médiane; sternite 7 avec une rangée de 10 soies; sternite 8 avec une rangée de 14 soies.

Appareil génital (fig. 3): sac génital médian, sgm, bifide, chaque partie étant faite d'un sac cylindrique, relativement court, un peu plus développé cependant que les sacs latéraux, sgl; atrium du canal éjaculateur, ace, en forme de champignon.

Chélicères sans galéa, ni tubercule fileur; chétotaxie (fig. 8); dents nombreuses, inégales, à chaque doigt; flagelle (fig. 9) composé de 6 soies groupées dont la distale est, seule, denticulée d'un seul côté; 13-15 lamelles à la serrule du doigt mobile et 20-23 lamelles à celle du doigt fixe.

Pattes-mâchoires élancées (fig. 6), ornées de soies longues et fines; fémur orné de granulations sur la face interne, 6,1 fois aussi long que large; tibia non renflé, donc à pédicule peu distinct, 3,5 fois aussi long que large; main finement granulée sur la face interne (fig. 6), ornée de soies dont les postérieures sont les plus longues; main presque cylindrique, 2 fois aussi longue que large; doigts à peine courbés (fig. 7), 1,6 fois aussi longs que la main (pédicule compris), et munis de dents petites, égales, très nombreuses (75-78 au doigt mobile) et revenant très nettement



Pseudoblothrus thiebaudi n.sp.

Type ♂

FIG. 1. — Céphalothorax et premier tergite; a, o, m, i, p: séries de soies antérieures, oculaires, médianes, intermédiaires, postérieures. Fig. 2: hanches des pattes. Fig. 3: chambre génitale; ace: atrium du canal éjaculateur, sgl et sgm: sacs génitaux latéraux et médian. Fig. 4: région génitale; op: opercule ou sternite 2; st_3, st_4: sternites 3 et 4.

vers l'extérieur, à l'extrémité distale du doigt mobile (fig. 7); doigt fixe avec une glande venimeuse à canal très court (fig. 7); doigt mobile apparemment dépourvu de glande venimeuse; pince (main sans pédicule + doigts) 4,5 fois aussi longue que large; trichobothriotaxie (fig. 6 et 7): *st* plus près de *t* que de *sb ; ib*, *eb* réfugiées sur la main et groupées avec *esb* et *isb* pour former un groupe basal de 4 trichobothries; *it* basal de *et*; *est* un peu plus près de *it* que de *ist*.

Processus maxillaires et hanches des pattes ambulatoires (fig. 2): deux soies distales à chaque processus; 8 à 10 soies sur les hanches des pattes-mâchoires dont 5 antérieures; hanches des pattes 1 avec 5 soies; hanches des pattes 2 avec 4 et 7 soies; hanches des pattes 3 avec 3 soies seulement; hanches des pattes 4 avec 6 et 7 soies; on remarque donc une variation du nombre de soies soit à droite, soit à gauche pour une même paire de hanches. Fémur des pattes 4 divisé en pré- et télofémur par une articulation perpendiculaire à l'axe de l'article, 5,6 fois aussi long que large; tibia 6,7 fois aussi long que large; télotarse non dilaté basalement, nettement plus long que le basitarse; soie subterminale dentelée; arolium très courte; griffes minces et très courbées.

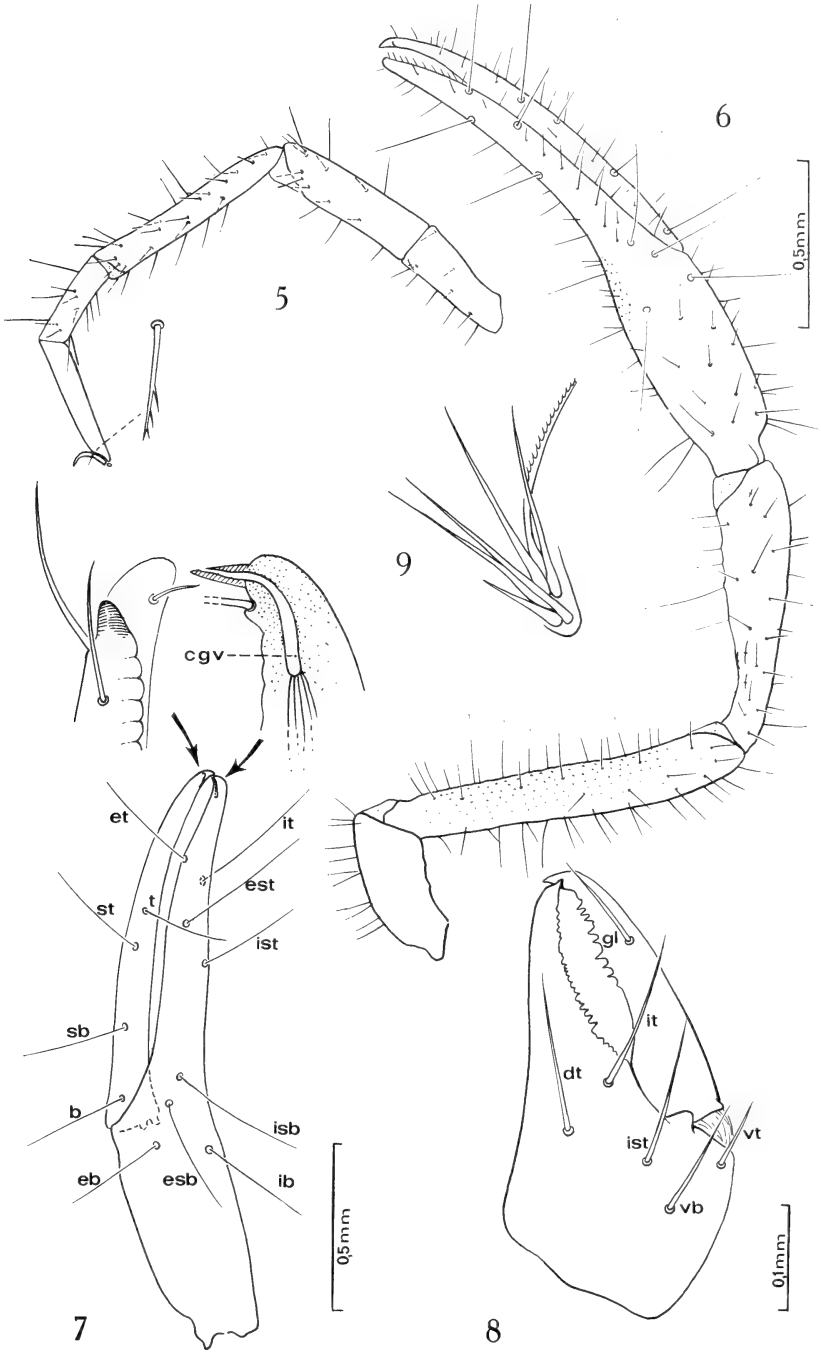
Dimensions en millimètres, ♂ holotype, adulte; corps: 2,75; céph.th.: 0,825; patte-mâchoire, fémur: 1,7-0,175, tibia: 0,875-0,25; pince: 1,60-0,35; main: 0,70-0,35; doigts: 1,125; patte 4, fémur: 0,85-0,15 (préfémur: 0,375, télofémur: 0,50), tibia: 0,675-0,100; basitarse: 0,30; télotarse: 0,40.

Le ♂, adulte, découvert en 1960 par P. Strinati et V. Aellen, dans le gouffre du Chevrier était en très mauvais état; certains fragments (une partie de la pince des pattes-mâchoires par exemple) montraient qu'il s'agissait certainement d'une espèce de *Pseudoblothrus*. C'est le spécimen capturé par Mr Thiébaud, dans la Neuenbürgenhöhle qui permit alors d'affirmer qu'il s'agissait bien d'un *Pseudoblothrus* et d'une espèce nouvelle.

Remarques sur les espèces appartenant au genre *Pseudoblothrus* Beier

Cinq espèces appartiennent à ce genre et nous les avons nommées au début de cet article. Il nous a paru utile, cependant, de rappeler « l'histoire » de l'une d'entre elles: *Pseudoblothrus ellingseni* (Beier).

En 1905 [6], Ed. Ellingsen examine un Pseudoscorpion aveugle provenant de la grotte de Bossea, près de Cuneo, dans le Piémont italien; il le dénomme: *Obisium (Blothrus) torrei* Simon. Sans avoir vu ce spécimen et s'appuyant uniquement sur la diagnose, Max Beier [1], p. 363, en 1929, conclut que cet exemplaire ne correspond pas à l'espèce indiquée et crée pour lui une nouvelle espèce: *Obisium (Blothrus) ellingseni*. En 1932, dans le Tierreich [2, p. 113], il le rebaptise à nouveau: *Neobisium (Blothrus) ellingseni* (Beier). Plus tard encore, mettant au point la faune européenne des Pseudoscorpions, Max Beier transporte cette espèce



Pseudoblothrus thiebaudi n.sp.

Type ♂

FIG. 5. — Patte IV, droite, face interne; les soies du tarse ne sont pas dessinées sauf la soie subterminale, isolée et agrandie. Fig. 6: patte-mâchoire droite. Fig. 7: pince gauche, vue latéralement; les extrémités des doigts sont représentées, agrandies afin de montrer comment se termine la série de dents au doigt mobile et le canal évacuateur de la glande venimeuse, cvg, au doigt fixe. Fig. 8: chélicère droite, vue latéralement. Fig. 9: flagelle de la dite chélicère.

dans un autre genre: *Pseudoblothrus*, appartenant à une autre famille, celle des Syarinidæ, afin qu'elle soit mieux à sa place [1].

Le tableau suivant permet de séparer *P. thiebaudi* des quatre autres espèces connues de ce genre.

1. Chez l'adulte, télotarse des pattes ambulatoires 4, élargi à sa base, cavernes de Crimée . . . . . *roszkovskii*
   Chez l'adulte, télotarse des pattes ambulatoires 4, cylindrique et non élargi à sa base, cavernes de France, de Suisse et d'Italie 2
2. Doigts des pinces des pattes-mâchoires environ 2 fois aussi longs que la main, pédicule compris, caverne du Piémont italien . . . . . *ellingseni*
   Doigts des pinces au plus 1,7 fois aussi longs que la main, pédicule compris 3
3. Sixième sternite du ♂ orné d'un groupe médian de glandes ventrales; cavernes du Jura suisse . . . . . *strinatii*
   Sixième sternite du ♂ dépourvu de glandes ventrales . . . 4
4. Fémur des pattes-mâchoires au moins 7 fois, tibia au moins 5 fois, fémur des pattes 4 au moins 6,5 fois, aussi longs que larges c'est-à-dire dans l'ensemble: espèce élancée et de grande taille (fémur des pattes-mâchoires supérieur à 1,5 mm); cavernes du sud de la France . . . . . *peyerimhoffi*
   Fémur des pattes-mâchoires au plus 6,3 fois, tibia au plus 4 fois, fémur des pattes 4 au plus 6 fois, aussi longs que larges c'est-à-dire dans l'ensemble: espèce peu élancée et de taille moyenne (fémur des pattes-mâchoires ne dépassant pas 1,2 mm); cavernes des Alpes calcaires suisses . . . . *thiebaudi n.sp.*

Remarques sur la famille des Syarinidae et la sous-famille des Chitrellinae en particulier

Cette famille, relativement pauvre en genres et en espèces, est d'un grand intérêt biogéographique puisqu'elle possède des représentants, à la fois, dans l'ancien et le nouveau monde. Elle se compose de 3 sous-familles: *Syarininae* J. C. Chamberlin 1930, *Chitrellinae* Beier 1932 et *Microcreagrellinae* Beier 1961. La première possède 2 genres d'Amérique du Nord, la seconde a une vaste réparti-

[1] Ainsi que nous le confirma notre collègue viennois dans une lettre, le 12 mars 1965: « Ich möchte aber nochmals betonen, dass ich fragliche Tier leider niemals zu Gesicht bekam, sondern nur die ausführliche Beschreibung Ellingsens kenne, und es sich bei der generischen Zuordnung daher nur um einen Indizienbeweis handelt ».

tion puisque ses 7 genres sont ainsi distribués: *Chitrella* Beier 1932, Amérique du Nord; *Pseudoblothrus* Beier 1931, Europe méditerranéenne; *Pachychitra* J. C. Chamberlin 1938, Amérique du nord, Yucatan; *Troglobisium* Beier 1939, Espagne; *Hadoblothrus* Beier 1951, Italie; *Aglaochitra* J. C. Chamberlin 1952, Californie; *Viscichitra* Hoff 1964, Jamaïque. La 3e sous-famille, celle des *Microcreagrellinae* possède 2 genres, un en Afrique du Nord, l'autre à Madère et aux Açores.

Il importe d'étudier plus particulièrement la seconde sous-famille, celle des *Chitrellinae* à laquelle appartient le genre *Pseudoblothrus*. Cette sous-famille, à l'encontre des deux autres, contient de nombreux genres cavernicoles. *Troglobisium*, *Hadoblothrus* et *Pseudoblothrus* ne possèdent que des espèces cavernicoles; *Chitrella*, genre étudié tout spécialement par D. R. Malcolm et J. C. Chamberlin, en 1960 [9] et W. B. Muchmore en 1963 [10] réunit six espèces dont trois vivent dans les cavernes d'Amérique du Nord.

Dans le genre *Pseudoblothrus*, ainsi que nous venons de le souligner, les ♂ de l'espèce *strinatii* possèdent des glandes ventrales débouchant au milieu du 6e sternite, glandes dont nous avons signalé l'existence, pour la première fois, en 1954 [12]. Aucune glande ou formation similaire n'est signalée chez les espèces d'*Hadoblothrus* et de *Troglobisium*. Mais dès 1930, J. C. Chamberlin [4, p. 40] note chez *Chitrella cala*, espèce non cavernicole de Californie, la présence d'une aire sensorielle (central sternal sensory area) au milieu du 6e sternite des ♂. Cette aire sensorielle est retrouvée par Malcolm et Chamberlin [9], en 1960, chez les ♂ de *Chitrella archeri*, hôtes d'une caverne du Tennessee mais, par contre, n'existe pas chez les ♂ de *Chitrella transversa* du Nouveau-Mexique ainsi que l'a montré Cl.hoff en 1956. Les ♂ des 3 autres espèces: *Chitrella muesebecki* du Tennessee, *Chitrella regina* d'une caverne de la Virginie occidentale et *Chitrella cavernicola* ne sont pas connus; on ne sait s'ils possèdent ou non des glandes sur le 6e sternite.

Personnellement, nous n'avons pas examiné de spécimens ♂ de *Chitrella cala* ou de *Chitrella archeri* et nous ne pouvons affirmer que les aires sensorielles sternales de ces espèces correspondent aux glandes ventrales des ♂ de *Pseudoblothrus strinatii ;* il est fort probable qu'il s'agit de formations homologues voire identiques. De toute manière, dans les deux genres: *Pseudoblothrus* et *Chitrella*, il y a des espèces dont les ♂ ont des glandes ventrales (ou des aires sensorielles ventrales) alors que les autres espèces, dans chaque genre, n'en possèdent pas. Y aurait-il deux lignées comparables dans le genre *Chitrella* et dans le genre *Pseudoblothrus* ou faut-il considérer, à part, les espèces nanties de telles formations sternales?

C'est un problème que nous ne pouvons pas résoudre dans l'état actuel de nos connaissances; les ♂, ayant des glandes sternales sont, par leurs autres caractères très proches des ♂ qui n'en possèdent pas!

De plus, les caractères particuliers à chacun des deux genres *Chitrella* et *Pseudoblothrus* sont très proches les uns des autres et nous paraissent insuffisants

pour séparer les deux genres en question, géographiquement isolés. En effet, en 1938 [5] lorsque J. C. CHAMBERLIN créa le genre *Chitra* (ce nom étant préoccupé fut remplacé par celui de *Chitrella* par Max BEIER en 1932 [2]), les seuls caractères distinctifs entre *Chitrella* et *Pseudoblothrus* reposent sur la position des trichobothries. Selon J. C. CHAMBERLIN, chez *Chitrella*, *it*, *et*, *ist*, *est* forment un groupe

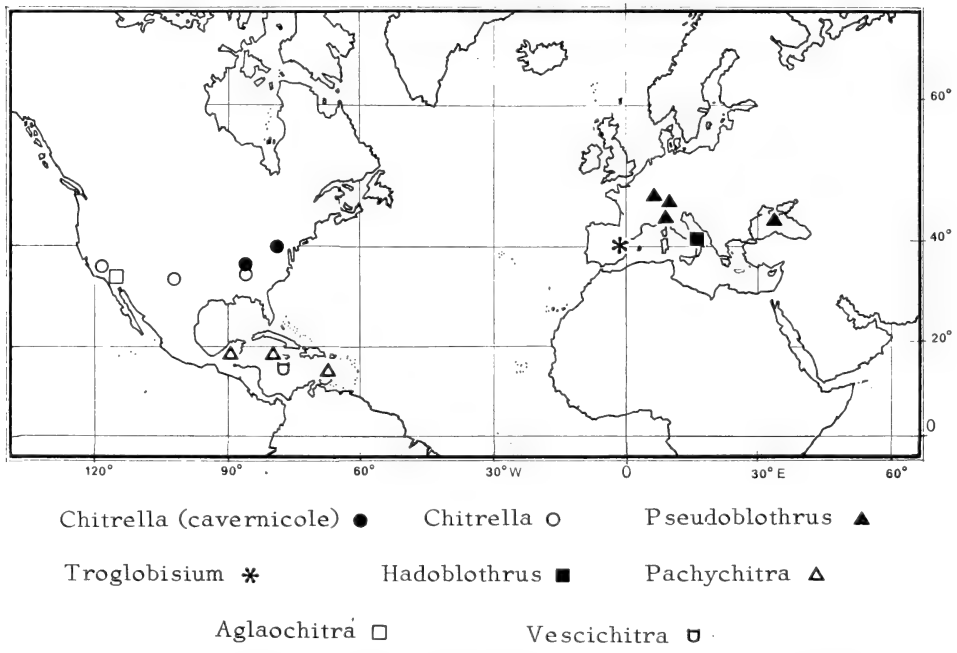


FIG. 10.

Répartition des espèces et des genres appartenant à la sous-famille des Chitrellinae.

distal compact nettement séparé d'un autre groupe, basal, comprenant: *isb*, *esb*, *eb*, *ib* alors que chez un *Pseudoblothrus* (voir notre fig. 7), *ist* se trouve au milieu du doigt, reliant ainsi le groupe distal et le groupe basal. Depuis la création du genre *Chitrella*, en 1938, de nouvelles espèces ont été décrites, notamment *regina* et *archeri* par MALCOLM et CHAMBERLIN [9]. Or, chez ces deux espèces, on peut constater que la répartition des trichobothries est très proche de celle observée chez les *Pseudoblothrus*.

Toutes les remarques que nous venons de faire n'ont qu'un seul but: montrer les très grandes ressemblances existant entre le genre nord-américain *Chitrella* et le genre méditerranéen *Pseudoblothrus* et prouver ainsi l'impossibilité presque totale de les différencier l'un de l'autre, actuellement.

Répartition géographique des genres et des espèces appartenant a la sous-famille des Chitrellinae

La carte (fig. 10) que nous donnons montre nettement que cette sous-famille, paléarctique et nord-mésogéenne, possède une répartition pouvant être qualifiée de laurencienne au sens admis par R. Jeannel [8, p. 147] c'est-à-dire appartenant au vaste asile comprenant l'Amérique du Nord et le Nord-Ouest de l'Europe. La faune laurencienne fut très riche aux temps tertiaires mais elle fut fortement réduite par l'extension des glaciers quaternaires et ses représentants actuels peuvent être considérés comme des relictes ayant fui l'approche des glaces ou s'étant, pour la plupart, réfugiés dans les cavernes nord-américaines et méditerranéennes.

Résumé

Description d'un nouveau pseudoscorpion cavernicole de la Suisse, appartenant à la famille des Syarinidæ (sous-famille des Chitrellinæ). Considérations sur cette famille et clé de détermination des 5 espèces connues du genre *Pseudoblothrus*.

Zusammenfassung

Beschreibung eines neuen, der Familie Syarinidæ (Unterfamilie Chitrellinæ) angehörigen Pseudoskorpions, aus den Höhlen der Schweiz. Betrachtungen über diese Familie und Bestimmungsschlüssel für die 5 bekannten Arten der Gattung *Pseudoblothrus*.

Summary

Description of a new cavernicolous False Scorpion from Switzerland belonging to the family Syarinidæ (subfamily Chitrellinæ). Remarks on this family and key for the identification of the 5 known species of the genus *Pseudoblothrus*.

Laboratoire de Zoologie (Arthropodes)
Muséum national d'Histoire naturelle
61 Rue de Buffon, 75 — Paris Ve

BIBLIOGRAPHIE

[1] Beier, M. 1929. *Die Pseudoscorpione des Wiener Naturhistorischen Museums. II. Panctenodactyli.* Ann. Nat. Hist. Mus. Wien, 43: 346-367.
[2] — 1932. *Pseudoscorpionidea. I.* Das Tierreich, 57: 1-258.
[3] — 1963. *Ordnung Pseudoscorpionidea (Afterskorpione).* Bestimmungsbücher zur Godenfauna Europas. 1: 1-313.

[4] CHAMBERLIN, J. C. 1930. *A synoptic Classification of the False Scorpions or Chelaspinners, with a Report on a cosmopolitan Collection of the same.* Part II. Ann. Mag. nat. Hist., sér. 10, 5: 1-48.

[5] — 1938. *A new genus and three new species of False Scorpions from Yucatan Caves (Arachnida-Chelonethida).* Carnegie Instit. Washington Publ., 491: 109-121.

[6] ELLINGSEN, Ed. 1905. *Pseudoscorpion from Italy and Southern France conserved in the R. Museo Zoologico in Torino.* Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino, 20 (503): 1-12.

[7] HOFF, C. Clayton. 1956. *Diplosphyronid Pseudoscorpions from New Mexico.* Am. Mus. Nov. 1780: 1-48.

[8] JEANNEL, R. 1942. *La genèse des faunes terrestres.* Presses universitaires de France: 1-513.

[9] MALCOLM, D. R., J. C. CHAMBERLIN. 1960. *The Pseudoscorpion Genus Chitrella (Chelonethida, Syarinidae).* Am. Mus. Nov. 1989: 1-19.

[10] MUCHMORE W. E. 1963. *Redescription of some cavernicolous Pseudoscorpions (Arachnida, Chelonethida) in the Collection of the Museum of Comparative Zoology.* Breviora 188: 1-16.

[11] STRINATI P. 1966. *Faune cavernicole de la Suisse.* C.N.R.S. Paris: 1-484.

[12] VACHON, M. 1954. *Remarques morphologiques et anatomiques sur les Pseudoscorpions (Arachnides) appartenant au genre Pseudoblothrus Beier (Fam. des Syarinidae).* Bull. Mus. Hist. nat. 2e sér., 26 (2): 212-219.

Tome 76, n° 16 — Juin 1969

Psélaphides paléarctiques
Espèces nouvelles et notes synonymiques. III

(Coleoptera)

par

Claude BESUCHET
Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Avec 29 figures dans le texte

Il m'a été possible d'étudier les types de nombreux Psélaphides au cours de ces dernières années, en particulier ceux déposés dans les collections très riches du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, grâce à l'obligeance du Professeur A. S. Balachowsky, ce qui me permet de décrire ici plusieurs espèces nouvelles restées confondues avec des taxa déjà connus et d'établir, ou de confirmer, différentes synonymies.

Faronus parnassius n. sp.

Long. 1,6 à 1,7 mm. Coloration entièrement d'un brun rougeâtre clair. Tête nettement plus large que longue, un peu moins large que le pronotum, ses téguments lisses et brillants. Lobe frontal court, un peu plus long que les yeux. Ceux-ci bien développés. Tempes un peu moins longues que les yeux, très saillantes, anguleuses, formant un angle de 60° environ, terminées par un organe annulaire normalement développé. Article 2 des antennes un peu plus long que large, 3 petit, nettement moins large que ses voisins, transverse, 4 un peu plus long que large, 5 aussi long que large, 6 et 7 un peu plus larges que longs, 8 nettement plus large que long, 9 et 10 transverses, 11 presque aussi long que les deux articles précédents réunis. Pronotum nettement plus large que long, la plus grande largeur située au milieu, d'abord brusquement puis moins nettement atténué jusqu'aux angles postérieurs. Disque du pronotum avec une impression profonde en forme de fer à cheval ou de lyre, la branche transversale un peu plus large, portant trois fossettes contiguës,

celle du milieu plus grande et plus profonde, les branches longitudinales ornées chacune de deux ou trois fossettes contiguës; deux fossettes près de chaque angle postérieur du pronotum, l'une grande et profonde près du bord latéral, l'autre petite et plus légère près du bord postérieur; aucune fossette entre l'extrémité de l'impression du disque et la fossette latérale des angles postérieurs. Elytres nettement un peu plus longs que le pronotum, nettement plus larges que longs, distinctement élargis d'avant en arrière; callosité humérale superficielle, suivie en

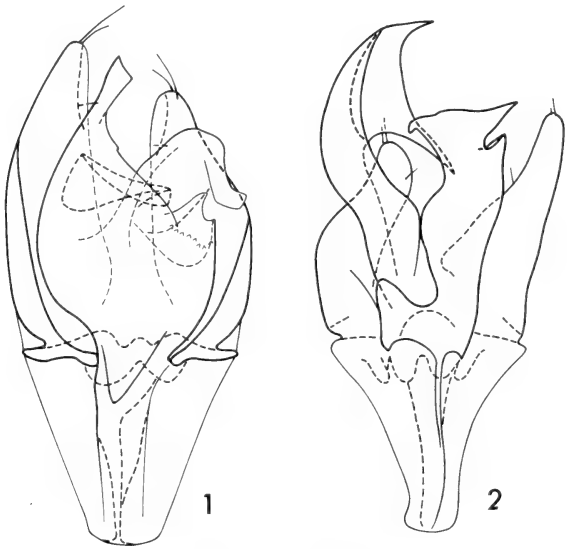


FIG. 1 et 2. *Faronus*
1. *F. parnassius* n. sp., du Parnasse, édéage, face dorsale. —
2. *F. spartanus* Reitt., du Taygète, id.

arrière d'une dépression légère; strie suturale entière, fine, ornée dans sa partie antérieure de deux ou trois fossettes, la première bien marquée, les autres très petites; strie dorsale profonde, un peu oblique, marquée presque jusqu'au tiers postérieur de l'élytre, ornée dans sa partie antérieure de deux ou trois fossettes; aucune fossette entre la base des deux stries chez un paratype et l'élytre droit d'un autre paratype, une fossette contiguë à la première fossette de la strie suturale chez l'holotype et l'élytre gauche du second paratype. Abdomen un peu plus long que le pronotum et les élytres réunis, un peu plus large que ces derniers, légèrement élargi d'avant en arrière.

Caractères sexuels du mâle. Bord postérieur des trochanters III prolongé par une lamelle triangulaire saillante formant au sommet un angle un peu supérieur à 90°; fémurs III très nettement renflés et courbés, leur bord interne fortement concave; tibias III ornés sur leur bord interne, au quart apical, d'une lamelle arrondie saillante, trois fois plus longue que large.

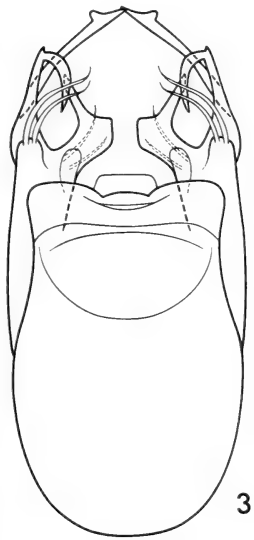
Edéage (fig. 1). Long. 0,40 mm. Style droit un peu plus grand que le style gauche, tous deux robustes et portant chacun trois soies. Pièce médiane complexe, prolongée à droite par une apophyse grêle et à gauche par un lobe très peu chitinisé assez large.

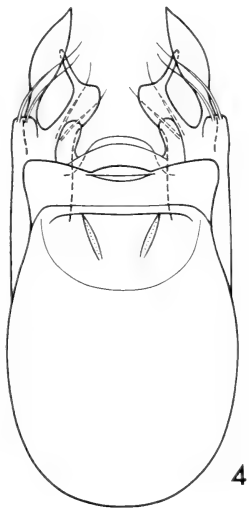
Grèce: Parnasse, 1 ♂ (holotype, Mus. Frey, Tutzing) et 2 ♀ (paratypes, Mus. Frey, Tutzing et Mus. Genève) de la collection J. Breit.

J'ai jadis brièvement décrit (1960: 19) ces exemplaires sous le nom de *spartanus*; ils appartiennent en réalité à une espèce nouvelle. *Faronus spartanus* Reitter [in Brenske et Reitter, 1884: 51; type: ♂, Taygète/Grèce (! Mus. Paris)] diffère en effet par les élytres légèrement plus longs seulement que le pronotum, par l'absence de caractères sexuels particuliers chez le mâle et par l'édéage (fig. 2; long. 0,38 à 0,39 mm).

Plectophloeus erichsoni occidentalis n. ssp.

P. erichsoni Aubé [1844: 143; type: ♀, Saxe/Allemagne (! Mus. Paris)], assez largement répandu dans les régions montagneuses de l'Europe centrale (sud-est de l'Allemagne, Bohême, Moravie, Basse-Autriche et Styrie), est bien caractérisé par son édéage (fig. 3; long. 0,47 à 0,50 mm). Les styles sont prolongés chacun par deux apophyses externes grêles et une apophyse interne assez robuste, elle-même terminée par une pointe grêle; sac interne inerme.





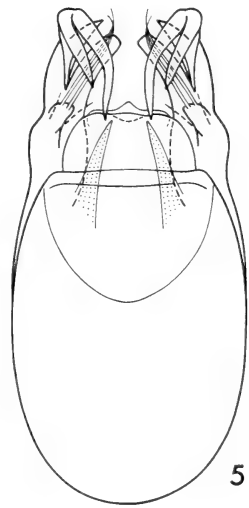


Fig. 3 à 5. *Plectophloeus*

3. *P. erichsoni erichsoni* Aubé, de Pressbaum près de Vienne, édéage, face dorsale. — 4. *P. erichsoni occidentalis* n. ssp., de Vouvry, id. — 5. *P. erichsoni orientalis* n. ssp., de Borçka – Hopa, id.

P. erichsoni occidentalis, identique par sa morphologie générale (long. 1,8 à 1,9 mm) et ses caractères sexuels (disque du dernier sternite simplement aplati chez le mâle) à *erichsoni* s. str., diffère nettement de celui-ci par l'édéage (fig. 4; long. 0,44 mm). Les styles ne sont prolongés du côté externe que par une apophyse fusiforme robuste; armature du sac interne formée de deux petites dents grêles.

Suisse. Valais: Vouvry, 2 ♂ (Scherler et Besuchet) (holotype, Mus. Genève) dans la terre au pied d'une souche de châtaignier. — **France.** Drôme: Forêt de Lente, 1 ♂ 1 ♀ (Argod); Vercors, 1 ♂ 2 ♀ (Argod); « Alpes Drôme », sans indication plus précise, 2 ♂ 2 ♀ (Argod) (paratypes, Mus. Paris, Mus. Genève et coll. Scherler).

C'est à cette sous-espèce qu'appartiennent les *Plectophlœus erichsoni* de France décrits et cités par JEANNEL (1950: 134, fig. 49 c).

Plectophloeus erichsoni orientalis n. ssp.

Long. 1,6 à 1,7 mm. Diffère de *P. erichsoni* s. str. par ses dimensions un peu plus faibles, par la coloration légèrement plus foncée, par le sillon médian du pronotum plus superficiel et plus court, par les côtés du pronotum moins régulièrement atténués en arrière du milieu, par le dernier sternite orné chez le mâle d'une dépression médiane bien marquée quoique peu profonde et par l'édéage (fig. 5; long. 0,38 à 0,39 mm). Les styles sont prolongés chacun par une apophyse interne simple assez robuste et par une apophyse externe atténuée en pointe qui porte, sur sa face dorsale, trois épines rabattues en avant; armature du sac interne formée de deux dents assez grandes.

Turquie. Artvin: Col entre Borçka et Hopa, 1 ♂ (Besuchet) (holotype, Mus. Genève) dans du bois pourri. Giresun: Tirebolu, 1 ♂ 1 ♀ (Besuchet) (paratypes, Mus. Genève) dans une vieille souche.

Trimium atticum n. sp.

Long. 1,15 à 1,2 mm. Moitié antérieure de la tête nettement et finement ponctuée à l'extérieur du sillon frontal. Tête un peu plus large que longue. Pronotum un peu plus long que large, sa largeur comprise entre 0,23 et 0,25 mm. Premier tergite bien développé (longueur comprise entre 0,17 et 0,19 mm), nettement élargi d'avant en arrière, ses carénules séparées par un espace égal aux 2/5 de la largeur basale de ce segment.

Caractères sexuels de la femelle. Coloration entièrement d'un brun rougeâtre clair. Yeux petits, plus ou moins dépigmentés, formés chacun de 5 à 7 ommatidies. Elytres courts, nettement plus larges que longs; callosité humérale complètement effacée.

Caractères sexuels du mâle. Coloration du pronotum et des élytres d'un brun rougeâtre clair, celle de la tête et de l'abdomen d'un brun rougeâtre un peu plus foncé. Yeux bien développés, saillants. Elytres réunis légèrement plus larges que longs; callosité humérale bien marquée. Disque du dernier sternite abdominal avec une dépression assez profonde, ornée de chaque côté d'une touffe de soies robustes et serrées; quelques soies plus ou moins robustes entre ces deux touffes qui sont ainsi nettement séparées.

Edéage (fig. 6 et 7; long. 0,21 à 0,22 mm) bien caractérisé par la forme du style droit.

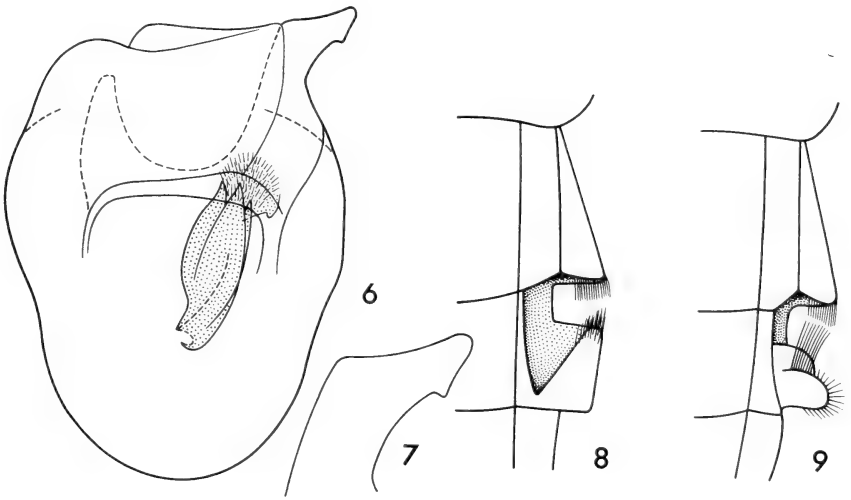


FIG. 6 à 9. *Trimium*

6. *T. atticum* n. sp., de Bouliagméne près d'Athènes, édéage, face ventrale. — 7. Id., extrémité du style droit. — 8. *T. illyricum* n. sp., de Miramare près de Grignano, marge latérale des deux premiers tergites abdominaux, face dorsale. — 9. *T. aemonae* Reitt., des environs de Radstadt, id.

Grèce. Attique: Athènes, 8 ♂ 6 ♀ (Fodor); Bouliagméne près d'Athènes, 8 ♂ 5 ♀ (Fodor) (♂ holotype, Mus. Budapest; paratypes, Mus. Budapest et Mus. Genève) mêlés à quelques *Trimium brevicorne* Reichb.

Ce *Trimium* appartient au groupe de *brevicorne*, tel qu'il est défini par KARAMAN (1967b: 133). Il diffère de *T. expandum* Reitt., avec lequel il est resté confondu, par l'avant-corps légèrement plus large, par le premier tergite un peu plus grand, par la forme du style droit de l'édéage mais surtout par l'ornementation du dernier sternite des mâles (le disque de ce sternite porte chez *expandum* une touffe de petites soies robustes et serrées située au centre d'une dépression superficielle). *T. atticum* n. sp. semble plutôt apparenté par ce caractère sexuel à *T. libani* Sahlbg.

Trimium illyricum n. sp.

Long. 1,3 mm. Identique par la morphologie générale et l'édéage (long. 0,17 mm) à *T. aemonae* Reitt [1]. (Cf. KARAMAN, 1967b: 152, fig. 28).

Caractères sexuels du mâle. Marge latérale de l'abdomen (fig. 8) élargie d'avant en arrière dans la partie tangente au 1er tergite, brusquement tronquée au niveau du bord postérieur de celui-ci et ornée à cet endroit, sur sa face externe, d'une pubescence fine et serrée; la troncature présente elle-même une excavation profonde. La marge latérale de l'abdomen porte encore de chaque côté, au niveau de la moitié postérieure du 2e tergite, un brusque épaississement qui est profondément entaillé en V sur sa face dorsale et orné sur son bord antérieur externe d'une pubescence fine et serrée. Tiers postérieur médian du 2e sternite prolongé en arrière par une saillie arrondie bien marquée et ornée d'une pubescence serrée.

Italie. Prov. Trieste: Miramare près de Grignano, 1 ♂ (Besuchet) (holotype, Mus. Genève). **Yougoslavie.** Carniole, sans localité de provenance précise, 1 ♂ (Reitter) (paratype, Mus. Genève).

Chez *aemonae*, la marge latérale de l'abdomen (fig. 9) présente au niveau de la moitié postérieure du 2e tergite une lamelle saillante garnie d'une frange de soies; bord postérieur du 2e sternite simple.

Brachygluta perissinottoi n. sp.

Long. 1,85 mm. Coloration d'un brun rougeâtre clair, l'abdomen d'un brun rougeâtre foncé; mais l'exemplaire décrit ici semble immature. Tête nettement plus large que longue, un peu moins large que le pronotum, ornée sur sa face dorsale de trois fossettes profondes et tomenteuses, la fossette frontale étant un peu plus grande que les fossettes interoculaires. Tempes courtes, arrondies. Yeux bien développés, saillants. Troisième article des palpes maxillaires triangulaire, un peu plus large que long, à peine moins large que le dernier article. Antennes de longueur moyenne; scape et pédicelle une fois et demie plus longs que larges; articles 3 et 5 un peu plus d'une fois et demie plus longs que larges, 4 et 7 nettement plus longs que larges, 6 une fois et demie plus long que large, 8 à peine plus large que long, 9 un peu plus large que les articles du funicule, 10 nettement plus large, l'un et l'autre aussi longs que larges, 11 une fois et demie plus long que large, légèrement plus long que les deux articles précédents réunis. Pronotum nettement un peu plus large que long (0,40/0,47 mm), la plus grande largeur située un peu en

[1] Cette espèce a été décrite par REITTER (1881: 535) sous le nom « *Aemonae* », qui dérive de l'ancienne Aemona, ou Emona, actuellement Ljubljana. L'émendation « *Emonae* », souvent employée pour ce *Trimium*, n'est donc pas justifiée.

avant du milieu, nettement atténué en arrière mais subparallèle près des angles postérieurs; disque du pronotum non ponctué, relativement peu convexe. Elytres réunis nettement plus larges que longs, peu convexes; callosité humérale bien marquée. Abdomen un peu plus court que les élytres; 1er tergite relativement peu convexe, ses côtés subparallèles, ses carénules légèrement divergentes, séparées à la base par un espace un peu supérieur aux 2/5 de la largeur basale de ce segment et marquées jusqu'au milieu de sa longueur. Moitié apicale des tibias III un peu épaissie, très légèrement courbée.

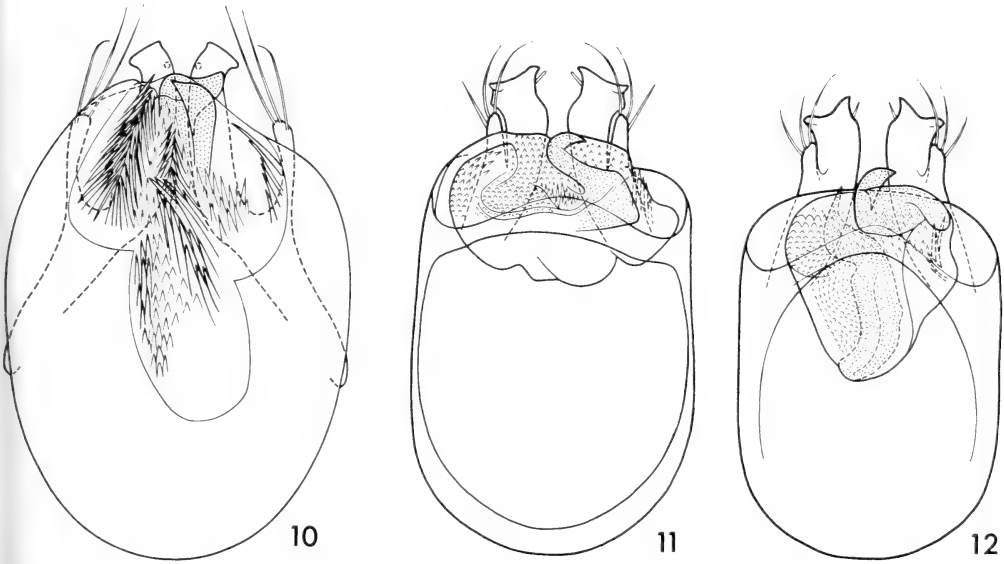


FIG. 10 à 12. *Brachygluta*

10. *B. perissinottoi* n. sp., de Chapour, édéage, face dorsale. — 11. *B. sengleti* n. sp., de Muravera, id. — 12. *B. revelierei* Saulcy, d'Ajaccio, id.

Caractères sexuels du mâle. Bord inférieur des trochanters I orné d'une petite saillie arrondie; fémurs I et II non renflés; tibias I armés à l'extrémité, sur leur bord interne, d'un éperon très petit; tibias II prolongés sur leur bord interne par un petit éperon robuste. Dépression du métasternum assez profonde, sans pubescence particulière; dernier sternite abdominal simple.

Edéage (fig. 10). Long. 0,41 mm. Capsule basale déprimée. Styles symétriques, obliquement tronqués à l'apex, portant chacun une longue apophyse grêle terminée par trois soies. Armature du sac interne formée d'une dent apicale robuste, de quatre faisceaux d'épines bien chitinisées situés en position dorsale et de nombreuses petites épines peu chitinisées, plus uniformément réparties, en position ventrale.

Iran. Fars: Chapour, près de Kazeroun, 1 ♂ (Perissinotto et Rigatti) (holotype, Mus. Genève).

Cette espèce, dont le seul exemplaire connu m'a généreusement été donné par M. A. Perissinotto, de Padoue, appartient au groupe de *xanthoptera ;* elle est apparentée par l'édéage à *B. cypria* Baudi, dont elle diffère par ses dimensions plus faibles, par le pronotum nettement moins large, par les carénules du 1er tergite légèrement plus espacées, par la saillie des trochanters I bien plus petite, par les fémurs I et II non renflés, par la dépression du métasternum sans pubescence particulière, enfin par quelques détails de l'édéage.

Brachygluta sengleti n. sp.

Long. 1,7 à 1,9 mm. Diffère de *B. revelierei* SAULCY [1876: 39; lectotype: ♂, Omessa/France (! Mus. Paris)], avec lequel il est resté confondu jusqu'à ce jour, par les trochanters I, le dernier sternite et l'édéage du mâle.

Bord inférieur des trochanters I prolongé par une petite lamelle arrondie, saillante, un peu plus courte que chez *revelierei.* Disque du dernier sternite assez nettement concave; bord postérieur de celui-ci armé au milieu d'une petite dent arrondie saillante qui fait défaut chez *revelierei.*

Edéage (fig. 11; long. 0,42 à 0,45 mm) différent de celui de *revelierei* (fig. 12; long. 0,38 à 0,40 mm) par les styles ornés sur leur bord externe, juste avant la troncature apicale, d'une saillie anguleuse, par l'apophyse latérale des styles plus allongée et par la structure du sac interne; l'armature de celui-ci comprend chez *sengleti,* en position dorsale une grande dent crochue très chitinisée et tout à droite un lobe membraneux armé de quelques petites épines, en position ventrale deux groupes de petites dents et des denticules nombreuses; elle est formée chez *revelierei,* en position dorsale de deux grandes dents robustes bien chitinisées et de denticules nombreuses réparties sur la moitié droite, en position ventrale d'un groupe de petites dents et de denticules nombreuses.

Italie. Sardaigne. Prov. Sassari: Olbia, 1 ♂ (Champion); Monti, 1 ♂ (Senglet); Oschiri, 9 ♂ (Senglet); Ozieri, 1 ♂ (Senglet). Prov. Nuoro: Dorgali, 1 ♂ 2 ♀ (Senglet); Lotzorai, 2 ♂ (Senglet); Isili, 1 ♂ (Senglet); Nurri, 12 ♂ 12 ♀ (Senglet); Tertenia, 17 ♂ 20 ♀ (Senglet). Prov. Cagliari: Sédilo, 2 ♂ (Senglet); Iglesias, 3 ♂ 1 ♀ (Burlini); Carbónia, 3 ♂ (Senglet); Gereméas, 5 ♂ (Senglet); S. Vito, 51 ♂ 40 ♀ (Senglet); Muravera, 16 ♂ 20 ♀ (Senglet) (♂ holotype, Mus. Genève; paratypes, Mus. Genève et coll. Burlini). Au bord des cours d'eau.

Les *Brachygluta sengleti* et *revelierei* sont des espèces allopatriques, la première étant localisée en Sardaigne, la seconde en Corse.

C'est avec plaisir que je dédie ce nouveau *Brachygluta* à M. A. Senglet, de Genève, qui a récolté à mon intention, au cours de ses voyages, de très nombreux Psélaphides ripicoles.

Brachygluta globulicollis exsculpta n. ssp.

B. globulicollis Muls. et Rey est largement répandu dans les terrains salés de la région méditerranéenne occidentale et sur le littoral atlantique du Maroc à la France. Il présente cinq races géographiques bien définies par les caractères sexuels des mâles mais identiques par l'édéage (fig. 13; long. 0,31 à 0,36 mm, soies non

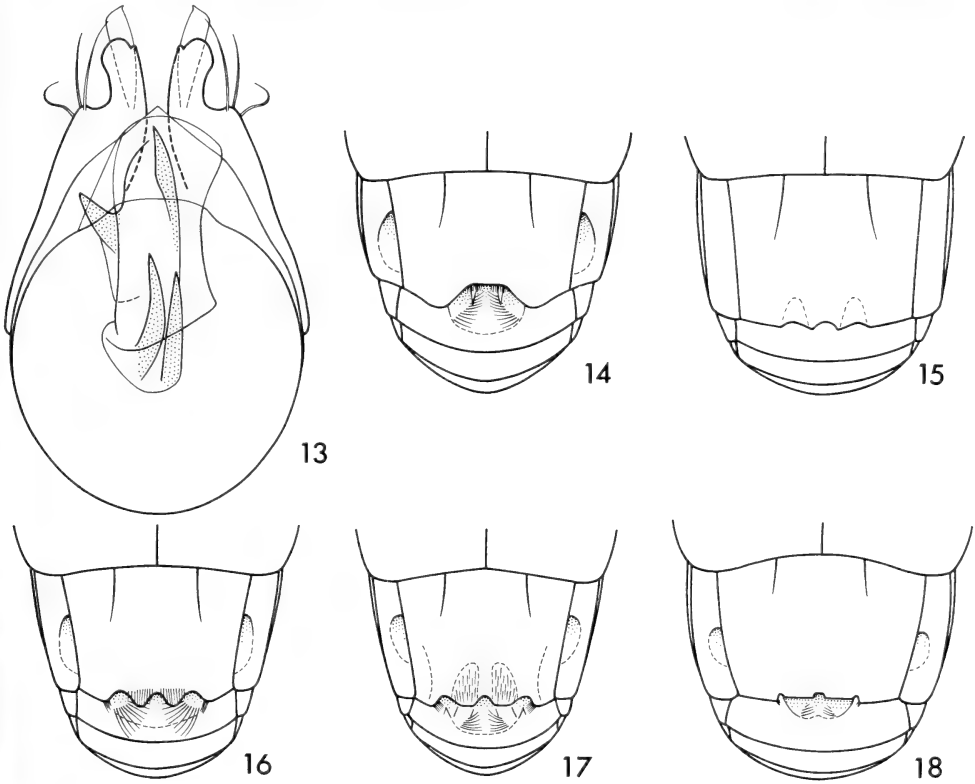


FIG. 13 à 18. *Brachygluta*

13. *B. globulicollis globulicollis* Muls. et Rey, de Gabès, édéage, face dorsale. — 14. *B. globulicollis aubei* Tourn., des sources de l'Oued Oum er Rbia, abdomen, face dorsale. — 15. *B. globulicollis uhagoni* Saulcy, d'Aranjuez, id. — 16. *B. globulicollis globulicollis* Muls. et Rey, du Vaccarès, id. — 17. *B. globulicollis exsculpta* n. ssp., de Biskra, id. — 18. *B. globulicollis pici* Raffr., de Gafsa, id.

comprises). Il est nécessaire de donner une diagnose précise de ces sous-espèces, d'une part parce que celles-ci sont encore plus ou moins confondues, d'autre part pour mieux caractériser celle qui n'a pas encore été décrite.

B. globulicollis aubei TOURNIER [1867: 563; type: ♂, Sicile (! Mus. Paris)] est largement répandu; je le connais de Sardaigne, de Sicile, de Malte, de Pantelleria, du nord de la Tunisie, d'Algérie, du Maroc, du littoral méditerranéen et atlantique

de l'Espagne, des îles Baléares et du littoral atlantique de la France jusqu'à Dieppe. Les *Brachygluta rufula* ROTTENBERG [1870: 37; type: ♂, Mondello/Sicile (? D.E.I. Eberswalde)], *carthagenica* SAULCY [1876: 60; type: ♂, Cartagena/Espagne (! Mus. Paris)] et *remyi* JEANNEL [1956: 113; type: ♂, Figuig/Maroc (! Mus. Paris)] ne sont que des synonymes de *B. globulicollis aubei* Tourn. **(syn. nov.)** Long. 1,7 à 1,9 mm. Funicule antennaire relativement robuste; articles 4 et 6 nettement plus longs que larges, 5 légèrement plus long, pas tout à fait une fois et demie plus long que large, 7 un peu plus long que large, 8 un peu plus large que les articles précédents, un peu plus large que long, 9 encore légèrement plus large, transverse. Partie postérieure médiane du 1er tergite (fig. 14) plus ou moins nettement surélevée, convexe, ornée sur son bord postérieur d'une grande échancrure profonde au fond de laquelle se trouvent deux rangées de soies serrées, d'où dépassent deux pointes chitinisées bien distinctes; base du 2e tergite avec une grande dépression profonde, transverse, portant deux rangées de soies plus ou moins longues; marge latérale de l'abdomen ornée, dans la partie tangente au 1er tergite, d'une dépression allongée, superficielle et glabre. Les femelles de cette sous-espèce sont également bien caractérisées par le bord postérieur du 1er tergite nettement anguleux dans sa partie médiane.

B. globulicollis uhagoni SAULCY [1876: 61; type: ♂, Aranjuez/Espagne (! Mus. Paris)] n'est connu que par quelques exemplaires du centre de l'Espagne trouvés à Aranjuez. Long. 1,75 mm. Funicule antennaire assez robuste, les articles 4 à 6 progressivement épaissis; article 4 une fois et demie plus long que large, 5 et 6 nettement plus longs que larges, 7 légèrement plus long que large, moins large que les articles voisins; article 8 nettement élargi de la base à l'apex sur son bord interne, légèrement plus large que long, 9 de même largeur, très transverse. Premier tergite abdominal (fig. 15) orné sur son bord postérieur de trois échancrures contiguës légères; les échancrures latérales sont précédées chacune d'une dépression très superficielle; 2e tergite simple, régulièrement convexe.

B. globulicollis globulicollis MULSANT et REY [1861: 71; type: ♂, Hyères/France (? Mus. Lyon)] n'est pas rare sur le littoral méditerranéen du sud-est de la France; je le connais également de Tunisie: Fernana et Gabès. Long. 1,8 à 2,1 mm. Funicule antennaire grêle; articles 4 et 6 une fois et demie plus longs que larges, 5 pas tout à fait deux fois plus long que large, 7 nettement plus long que large, 8 légèrement plus long que large, 9 un peu plus large que les articles précédents, légèrement plus long que large. Partie postérieure médiane du 1er tergite (fig. 16) plus ou moins surélevée, plus ou moins convexe, ornée sur son bord postérieur de trois échancrures assez profondes; des soies assez nombreuses de part et d'autre de l'échancrure médiane et une rangée de soies serrées sur le bord externe des échancrures latérales; base du 2e tergite avec une grande dépression profonde, transverse, portant deux rangées de soies assez longues; marge latérale de l'abdomen ornée, dans la partie tangente au 1er tergite, d'une dépression allongée, superficielle

et glabre. Chez les femelles, le bord postérieur du 1er tergite est tout à fait arrondi dans sa partie médiane.

B. globulicollis exsculpta n. ssp. n'est connu pour l'instant que par 1 ♂ d'Algérie provenant de Biskra (holotype, Mus. Genève). Long. 1,75 mm. Funicule antennaire grêle; articles 4, 5 et 6 une fois et demie plus longs que larges, 7 nettement plus long que large, 8 à peine plus long que large, 9 un peu plus large que les articles précédents, légèrement plus large que long. Partie postérieure médiane du 1er tergite (fig. 17) nettement surélevée mais ornée en arrière de deux dépressions presque contiguës, assez profondes et portant de nombreuses soies; bord postérieur avec trois échancrures arrondies nettement séparées; le bord externe des échancrures latérales porte une petite rangée de soies serrées; base du 2e tergite avec une grande dépression profonde, transverse, portant deux rangées de soies; marge latérale de l'abdomen ornée, dans la partie tangente au 1er tergite, d'une dépression allongée, superficielle et glabre.

B. globulicollis pici Raffray [1904: 271; type: ♂, Gafsa/Tunisie (! Mus. Paris)] n'est connu que de la Tunisie méridionale: Gafsa et Oued El Leben près de Maknassy. Long. 1,8 mm. Funicule antennaire grêle; articles 4, 5 et 6 environ une fois et demie plus longs que larges, 7 nettement plus long que large, 8 à peine plus long que large, 9 un peu plus large que les articles précédents, légèrement plus large que long. Premier tergite abdominal (fig. 18) orné sur son bord postérieur de trois petites échancrures arrondies nettement séparées entre lesquelles la surface du tergite est plus ou moins infléchie; le bord externe des échancrures latérales porte une petite rangée de soies serrées; base du 2e tergite avec une dépression transverse profonde portant deux rangées de soies courtes; marge latérale de l'abdomen ornée, dans la partie tangente au 1er tergite, d'une dépression allongée, superficielle et glabre.

Tychus remaudierei n. sp.

Long. 1,5 mm. Coloration d'un brun rougeâtre foncé, le disque des élytres nettement plus clair; pubescence formée de soies assez longues et de quelques grandes soies. Tête aussi large que longue, nettement moins large que le pronotum. Lobe frontal étroit (0,15 mm dans sa partie la plus large), saillant. Vertex légèrement aplati sur son disque. Yeux bien développés, saillants, plus longs que les tempes. Palpes maxillaires normalement développés. Antennes de longueur moyenne; scape une fois et demie plus long que large; pédicelle légèrement plus long que large; articles 6 et 8 nettement plus larges que longs, 7 légèrement plus large que long, 9 bien plus large que les articles du funicule, aussi long que large, 10 encore plus large, nettement plus large que long, 11 un peu plus long que les deux articles précédents réunis. Pronotum un peu plus large que long, la plus grande largeur située au milieu, nettement atténué en arrière. Elytres réunis nette-

ment plus larges que longs; callosité humérale saillante; strie dorsale profonde, marquée jusqu'au milieu de l'élytre. Premier tergite abdominal court (0,17 mm).

Caractères sexuels du mâle. Articles 3, 4 et 5 des antennes nettement un peu renflés; 3 légèrement plus large que 4 et 5, à peine plus long que large; 4 et 5 aussi longs que larges. Trochanters II armés sur leur bord postérieur d'une épine aiguë assez longue, égale à la largeur du trochanter, droite. Métasternum orné dans sa partie postérieure d'une dépression assez profonde. Troisième sternite abdominal portant, au milieu de sa longueur, une rangée transversale de soies serrées et dressées.

Edéage (fig. 19). Long. 0,37 mm. Style gauche petit, simple, assez régulièrement atténué de la base à l'apex, brusquement courbé un peu après le milieu. Tubulure distale plutôt grêle, atténuée en pointe à son extrémité, ornée dans sa partie basale d'une apophyse dorsale robuste.

Iran. Khorassan: col près de Kalat, 1 ♂ (Remaudière) à 1.100 m au pied d'une touffe de Carex (holotype, Mus. Genève).

Cette espèce, dont le seul exemplaire connu m'a généreusement été donné par M. G. Remaudière, de Paris, prend place près de *T. judaeus Bes.*

Tychus cordiger n. sp.

Long. 1,2 à 1,3 mm. Coloration d'un brun rougeâtre foncé ou d'un brun noirâtre; pubescence formée de soies longues et de quelques très grandes soies. Tête aussi large que longue, nettement moins large que le pronotum. Lobe frontal étroit (0,14 à 0,15 mm dans sa partie la plus large), saillant. Vertex légèrement aplati sur son disque. Yeux relativement petits, pas plus longs que les tempes. Palpes maxillaires particulièrement bien développés, un peu plus longs que les articles antennaires 1 à 10 réunis; dernier article fortement élargi sur son bord interne, pas tout à fait deux fois plus long que large. Antennes de longueur moyenne; scape une fois et demie plus long que large; pédicelle légèrement plus long que large; articles 3 et 5 aussi longs que larges ou un peu plus larges que longs, 4 un peu ou nettement plus large que long, 6, 7 et 8 transverses, 9 bien plus large que les articles du funicule, 10 encore plus large, l'un et l'autre nettement plus larges que longs, 11 approximativement aussi long que les trois articles précédents réunis. Pronotum un peu plus large que long, la plus grande largeur située au milieu, nettement atténué en arrière. Elytres réunis nettement plus larges que longs; callosité humérale plus ou moins saillante; strie dorsale profonde, marquée au moins jusqu'au milieu de l'élytre. Premier tergite abdominal assez grand (0,20 à 0,22 mm).

Caractères sexuels de la femelle. Yeux plus petits, peu saillants, formés chacun de 5 à 10 ommatidies. Elytres plus courts, un peu moins longs que l'abdomen; callosité humérale effacée.

Caractères sexuels du mâle. Yeux plus développés, plus saillants. Articles du funicule antennaire simples, non renflés. Elytres plus allongés, approximativement aussi longs que l'abdomen; callosité humérale plus ou moins bien marquée. Trochanters II armés sur leur bord postérieur d'une petite épine aiguë. Métasternum orné dans sa partie postérieure d'une dépression peu profonde. Le 4e sternite abdominal est prolongé en arrière par une lame cordiforme assez grande (fig. 20) tandis que le 5e présente une dépression profonde.

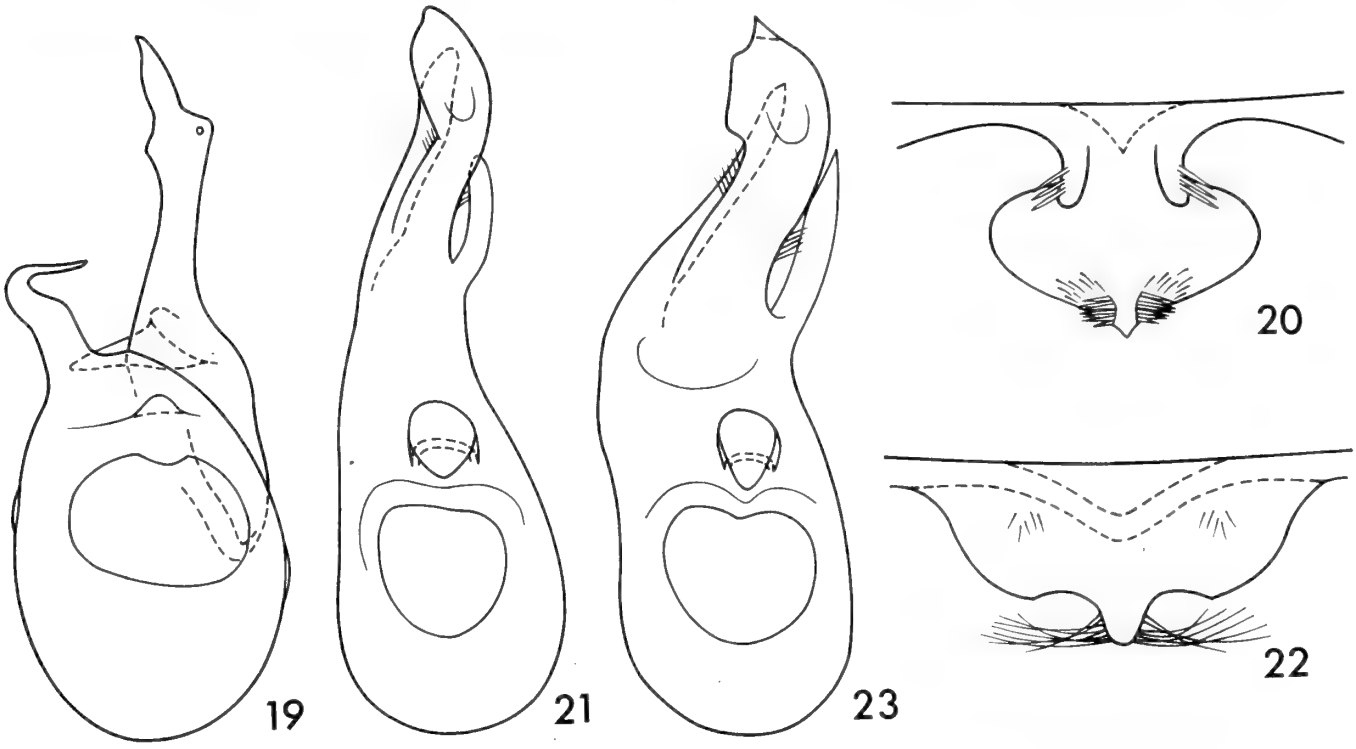


FIG. 19 à 23. *Tychus*

19. *T. remaudieri* n. sp., de Kalat, édéage, face ventrale. — 20. *T. cordiger* n. sp., de Salonique, ornementation du 4e sternite abdominal. — 21. Id., édéage, face ventrale. — 22. *T. laminiger* n. sp., de Tekir, ornementation du 4e sternite abdominal. — 23. Id., édéage, face ventrale.

Edéage (fig. 21). Long. 0,25 à 0,27 mm. Capsule basale prolongée par une longue lame grêle courbée de haut en bas, atténuée à partir de la base mais un peu dilatée dans sa partie apicale, ornée au milieu de deux apophyses subparallèles.

Grèce. Macédoine: Salonique, 2 ♂. Céphalonie, 2 ♂ 2 ♀ (Paganetti) (♂ holotype, Mus. Genève). Leucade: Kaligoni, 1 ♂ 1 ♀ (Beier). Epire: Nisista, dans la chaîne du Xerovuni, 2 ♂ (Beier). Attique: Stiri, 1 ♂ (Coiffait); Kissariani près d'Athènes, 2 ♂ (Fodor). Péloponnèse: Patras, 1 ♂ (paratypes, Mus. Genève et Mus. Budapest).

Tychus laminiger n. sp.

Long. 1,15 à 1,25 mm. Diffère extérieurement de *cordiger* par le 4e sternite abdominal prolongé en arrière chez le mâle par une lame transverse assez grande (fig. 22), plus ou moins nettement atténuée d'avant en arrière et dont le bord

postérieur porte au milieu une dent arrondie ou atténuée en pointe et de chaque côté une saillie plus ou moins marquée.

Edéage (fig. 23). Long. 0,25 à 0,27 mm. Diffère de celui de *cordiger* par sa forme plus robuste et par l'apophyse droite plus développée.

Grèce. Macédoine: Salonique, 4 ♂. — **Turquie.** Çanakkale: Port Baklar, 1 ♂. Antalya: Korkuteli, 1 ♂ (Coiffait). Adana: Tekir près de Pozanti, 5 ♂ 1 ♀ (Besuchet) à 1.200 m (♂ holotype, Mus. Genève). — **Israël.** Haïfa, 2 ♂ (Reitter) (paratypes, Mus. Genève, Mus. Munich et Mus. Paris).

Les *Tychus cordiger* n. sp. et *laminiger* n. sp. diffèrent très nettement de *T. pullus* Kiesw., nom sous lequel ils sont répandus dans diverses collections (Cf. p. 417); ils sont en réalité apparentés à *T. confusus* Dod. (= *anophthalmus :* KARAMAN, 1955: 138; nec *anophthalmus* REITTER, 1881: 512) de Sardaigne. L'ornementation très caractéristique du 4e sternite abdominal permet de séparer aisément ces trois espèces.

Trichonyx garganicus Fiori

Trichonyx garganicus FIORI [1914: 107; lectotype: ♂, Bosco d'Umbra, Gargano/Italie (! Univ. Bologne)], dont j'ai pu étudier les trois types, 2 ♂ et 1 ♀, grâce à l'obligeance du Professeur Maria M. Principi, n'est qu'un synonyme de *T. sulcicollis* Reichb. (**syn. nov.**). J'ai encore vu trois « *garganicus* » provenant du Gargano: Monte S. Angelo, 2 ♂ (Stolz); S. Giovanni, 1 ♂ (Stolz).

Bibloplectus croaticus Megg., **Mesoplectus dvoraki** Kar., **bosnicus** Kar. **et lenkoranus** Kar.

L'édéage de *Bibloplectus croaticus* MEGGIOLARO [1961: 197; type: ♂, Bitoraj/Yougoslavie (! coll. Meggiolaro)] ne diffère de celui de *pusillus* DENNY [1825: 15; type: ♂, Norfolk/Grande-Bretagne (! B. M. Londres)] que par l'orientation anormale du style gauche; celle-ci est en effet causée par une fissure de la base de ce style comme j'ai pu le constater en étudiant la face ventrale de l'édéage en question. *B. croaticus* ne diffère d'ailleurs de *pusillus* ni par la morphologie générale, ni par les caractères sexuels.

Le nouveau genre *Mesoplectus* KARAMAN (1962: 61. Type non désigné) et les trois espèces *dvoraki* KARAMAN [1962: 62; type: ♂, Toušen/Tchécoslovaquie (Univ. Skopje)], *bosnicus* KARAMAN [1962: 64; type: ♂, Tilava/Yougoslavie (Mus. Sarajevo)] et *lenkoranus* KARAMAN [1962: 64; type: ♂, Lenkoran/U.R.S.S. (Mus. Ljubljana)] résultent également de dissections maladroites, au cours desquelles le style gauche tout entier a été perdu. La forme du lobe interne de l'édéage des *Mesoplectus dvoraki*, *bosnicus* et *lenkoranus* est tout à fait semblable à celle très

caractéristique de *Bibloplectus pusillus* Denn. et présente en particulier les variations individuelles de ce dernier. La morphologie générale et les caractères sexuels confirment également cette identité.

En résumé, *Bibloplectus croaticus* Megg., *Mesoplectus dvoraki* Kar., *M. bosnicus* Kar. et *M. lenkoranus* Kar. sont des synonymes de *Bibloplectus pusillus* Denn. **(syn. nov.)**; *Mesoplectus* Kar. tombe ainsi dans la synonymie de *Bibloplectus* Reitt. **(syn. nov.)**. Mme KARAMAN (1963: 81) a fait d'ailleurs paraître une très courte rectification à la suite de mes remarques.

Plectophloeus tuberculosus (Tourn.)

L'*Euplectus tuberculosus* décrit par TOURNIER [1867: 563; type: Genève/Suisse (perdu)] porte, d'après la diagnose originale, un tubercule ovalaire bien marqué sur la face dorsale de l'abdomen, formé par la partie postérieure médiane du 3e tergite et par la partie antérieure du 4e tergite. Le type unique de ce Psélaphide n'existe ni dans la collection Pic, où je l'ai moi-même cherché, ni au Muséum d'Histoire naturelle de Genève; il semble bel et bien perdu. J'ai récolté de nombreux *Plectophloeus* dans la région de Genève mais n'ai jamais observé ce curieux tubercule abdominal dont la présence n'est à mon avis que le résultat d'une malformation. *Plectophloeus tuberculosus* Tourn. doit tomber dans la synonymie de *nitidus* Fairm. **(syn. nov.)**, d'une part parce qu'il présente les caractères généraux de ce dernier, d'autre part parce que celui-ci est fréquent dans les environs de Genève.

Plectophloeus rhenanus (Reitt.) **et tenuicornis** (Reitt.)

LOKAY (1913: 33) a clairement établi l'identité des *Plectophloeus rhenanus* REITTER [1882: 114; type: ♀, Dürkheim/Allemagne (! Mus. Paris)] et *tenuicornis* REITTER [1882: 115; type: ♂, Resicza/Roumanie (! Mus. Paris)] et choisi avec raison le nom du premier pour désigner l'espèce en question. Mais JEANNEL (1950: 138) a donné la priorité à *tenuicornis* en attribuant par inadvertance à RAFFRAY (1910: 189) la description originale de *rhenanus*! J'ai pu étudier les types de ces deux *Plectophloeus*, ce qui me permet de confirmer les conclusions de LOKAY.

Batrisodes delaportei (Aubé), **laportei** Raffr. **et garganicus** Fiori

RAFFRAY (1904: 80) a jugé nécessaire de corriger le nom du *Batrisodes delaportei* AUBÉ [1833: 46; type: ♂, Bois de Boulogne/France (! Mus. Paris)] en *laportei*. Mais cette émendation est injustifiée et le nom proposé par AUBÉ, adopté par presque tous les auteurs, doit être gardé.

Le type de *Batrisodes garganicus* FIORI [1914: 110; type: ♂, Monte S. Angelo, Gargano/Italie (! Univ. Bologne)] est un mâle immature de *B. delaportei* Aubé.

J'ai trouvé dans la collection Fiori, conservée à l'Université Humboldt de Berlin, un autre exemplaire du Gargano, cité d'ailleurs dans la description de *B. garganicus ;* il s'agit d'une femelle qui appartient également à l'espèce *delaportei.*

Ainsi les *Batrisodes laportei* Raffr. et *garganicus* Fiori sont synonymes de *B. delaportei* Aubé (**syn. nov.**).

Balcanella Kar. et **Batraxis** Reitt.

Deux raisons, chacune d'elles étant seule suffisante, invalident le nouveau genre *Balcanella* Zora Karaman (1967a: 60. Type non désigné) créé pour deux espèces de la péninsule balkanique. Premièrement le nom est déjà occupé par les Crustacés *Balcanella* Stanko Karaman, 1933. Secondement *Balcanella* Zora Karaman, 1967, n'est qu'un synonyme de *Batraxis* Reitter (1881: 451, 464. Type: *B. hampei* Reitt.) (**syn. nov.**), genre fondé pour une espèce grecque.

On peut se demander si les *Batraxis* indo-malais révisés par Raffray (1895: 21) appartiennent réellement au même genre que les espèces balkaniques *hampei* Reitter [1881: 464; type: ♂, Olympe/Grèce (! Mus. Paris)], *brevis* Karaman [1963: 80; type: ♂, Nisista/ Grèce (Mus. Vienne)] et *macedonica* Karaman [1967a: 60; type: ♂, Demir Hisar/Yougoslavie (Univ. Skopje)]; il n'est d'ailleurs pas certain que ces dernières soient vraiment différentes. Il me paraît donc nécessaire, puisque j'ai sous les yeux les types de *Batraxis hampei*, de redécrire cette espèce.

Long. 1,8 mm, Forme allongée. Coloration entièrement d'un brun rougeâtre clair; téguments brillants, non ponctués; pubescence bien développée sur toute la face dorsale, formée de soies de longueur moyenne nombreuses et couchées. Tête nettement plus large que longue (mesure prise de l'extrémité du lobe frontal à la constriction collaire), à peu près aussi large que le pronotum. Lobe frontal large, transverse, trapézoïdal, orné d'un sillon transversal étroit et assez profond qui se divise de chaque côté en deux sillons plus superficiels de même longueur; le sillon antérieur longe le bord postérieur des tubercules antennaires pour se terminer sur la marge latérale du front; le sillon postérieur aboutit dans les fossettes interoculaires; celles-ci petites, assez profondes, largement séparées; tubercules antennaires un peu saillants. Vertex nettement convexe, gibbeux. Yeux relativement peu développés, peu saillants, légèrement réniformes, formés de petites ommatidies. Dernier article des palpes maxillaires assez robuste (longueur: 0,15 mm; largeur: 0,06 mm), fusiforme. Antennes de longueur moyenne; massue nettement biarticulée; scape court, aussi long que large; pédicelle un peu moins large que le scape, presque de même largeur que les articles du funicule, nettement plus long que large; article 3 une fois et demie plus long que large, 4 nettement plus long que large, 5 un peu plus long que large, 6 légèrement plus long que large, 7 aussi long que large, 8 et 9 presque de même largeur, un peu plus larges que longs, 10 bien plus large que les articles du funicule, transverse, 11 encore un peu plus large, presque aussi

long que les quatre articles précédents réunis, bien plus convexe sur sa face dorsale que sur sa face ventrale; moitié apicale de cet article assez régulièrement atténuée mais arrondie à son extrémité, ornée sur sa face externe d'un sillon pubescent assez large et bien marqué chez les deux sexes. Pronotum à peu près aussi large que long, très convexe, la plus grande largeur située un peu en avant du milieu, nettement et régulièrement atténué en arrière; trois fossettes basales égales, très petites mais cependant bien distinctes. Elytres réunis nettement plus larges que longs; côtés très arrondis; callosité humérale peu saillante; fossettes basales remplacées sur chaque élytre par deux dépressions peu profondes; strie suturale entière, prolongée sur le bord antérieur de l'élytre jusqu'à la dépression basale externe; pas de strie dorsale. Premier tergite abdominal très grand, presque aussi long que les élytres mais à peine plus large que ceux-ci, distinctement élargi à partir de la base; celle-ci ornée de deux carénules médianes légèrement divergentes, séparées en avant par un espace un peu supérieur au quart de la largeur basale de ce segment et marquées au moins sur le tiers antérieur de celui-ci; de chaque côté, une carénule latérale interne oblique bien marquée sur toute la longueur du tergite et une carénule latérale externe marquée seulement sur la moitié basale de ce segment. Les quatre derniers tergites courts, de même longueur, les deux premiers ornés chacun d'une carénule latérale entière située dans le prolongement de la carénule latérale interne du premier tergite. Métasternum orné sur son disque de deux carènes subparallèles qui prennent naissance un peu en arrière des hanches II et se terminent sur le bord interne des hanches III. Pattes assez longues; base des fémurs I, II et III nettement pédonculée; tarses longs et grêles.

Caractères sexuels du mâle. Yeux légèrement plus grands. Carènes du métasternum mieux marquées, séparées par un espace nettement concave. Trochanters I armés sur leur bord inférieur, près de la base, d'une longue apophyse (0,07-0,08 mm) grêle, parallèle, presque droite. Bord interne des tibias I orné, très près de leur extrémité, d'une petite saillie anguleuse.

Edéage (fig. 24). Long. 0,32 à 0,33 mm. Styles longs, grêles, atténués de la base à l'extrémité, celle-ci tronquée; 3 soies, dont une très grande, insérées sur la face ventrale apicale de chaque style. Armature du sac interne peu chitinisée, formée d'un longue lame en position dorsale et de deux lames symétriques de moitié plus courtes en position ventrale.

J'ai pu étudier, pour cette description de *Batraxis hampei* Reitt., 4 ♂ de l'Olympe (types de Reitter), 1 ♀ de Salonique (coll. Cl. Müller) et 1 ♀ de Tringia, dans la chaîne du Pinde (coll. Bosch).

Brachygluta pandellei maritima Jeann.

Les trochanters I ne sont pas inermes chez le type de *Brachygluta pandellei maritima* Jeannel [1950: 300; type: ♂, Villeneuve-Loubet/France (! Mus. Paris)]

mais présentent chacun une dent robuste sur leur bord inférieur, exactement comme tous les *Brachygluta pandellei* Saulcy de ma collection; *maritima* Jeann. n'est qu'un synonyme de *pandellei* Saulcy (**syn. nov.**).

L'espèce est assez largement répandue; je la connais d'Espagne, de France, d'Ecosse, de Suisse, de Bavière et du Tyrol. Les *Brachygluta apennina* Saulcy signalés par WÖRNDLE (1950: 200) du Tyrol appartiennent en réalité à l'espèce *pandellei*.

Brachygluta tuberiventris (Raffr.)

Brachygluta haematica Reichb. présente cinq races bien définies par les caractères sexuels abdominaux des mâles et par l'édéage (BESUCHET, 1963: 28). *B. tuberiventris* RAFFRAY [1873: 365; type: ♂, marais de la Metidja/Algérie (! Mus. Paris)] n'est qu'un synonyme de *B. haematica sinuata* Aubé (**syn. nov.**).

Brachygluta hoberlandti Všet.

Le type unique de *Brachygluta hoberlandti* VŠETEČKA [1959: 330; type: ♂, Karataş/Turquie (! Mus. Prague)], que j'ai pu étudier grâce à l'obligeance du Dr J. Jelinek, ne diffère en rien de *B. transversalis* Schaum; *hoberlandti* Všet. tombe ainsi dans la synonymie de *transversalis* Schaum (**syn. nov.**).

Brachygluta excavativentris Pic **et aegyptiaca** (Jeann.)

Les types des *Brachygluta excavativentris* PIC [1939: 143; type: ♂, Heluan/Egypte (! Mus. Frey, Tutzing)] et *aegyptiaca* JEANNEL [1956: 100, 107; type: ♂, Maragi/Egypte (! Mus. Paris)], plus ou moins correctement décrits, appartiennent à une seule et même espèce, dont il est nécessaire de redécrire les caractères sexuels remarquables du mâle et l'édéage.

Moitié postérieure du 1er tergite abdominal ornée, dans sa partie médiane, d'une grande excavation arrondie sur son bord antérieur, élargie d'avant en arrière; les parties latérales de ce tergite sont au contraire surélevées, très convexes, portant chacune, en arrière, un petit sillon oblique profond; 2e tergite orné sur toute sa longueur d'une dépression médiane assez profonde située dans le prolongement de l'excavation du 1er tergite mais légèrement atténuée d'avant en arrière; dans la moitié antérieure de cette dépression, deux carènes subparallèles en avant, divergentes en arrière, portant chacune une frange de soies dressées. Base des trochanters I prolongée sur son bord inférieur par une longue apophyse grêle légèrement courbée; bord postérieur des trochanters II armé au milieu d'une dent minuscule; bord interne des tibias I et II terminé par un petit éperon.

Edéage (fig. 25). Long. 0,33 à 0,35 mm. Styles nettement tronqués à leur extrémité, portant chacun sur leur face ventrale, près du bord interne, une soie courte, simple, non élargie. Armature du sac interne formée de trois dents bien chitinisées.

Brachygluta excavativentris Pic = *aegyptiaca* Jeann. (**syn. nov.**) semble assez largement répandu en Egypte. Je le connais de Heluan (leg. Rabinovitch), Khamissa, Maragi, Zeitoun et Siwa (leg. Omer-Cooper).

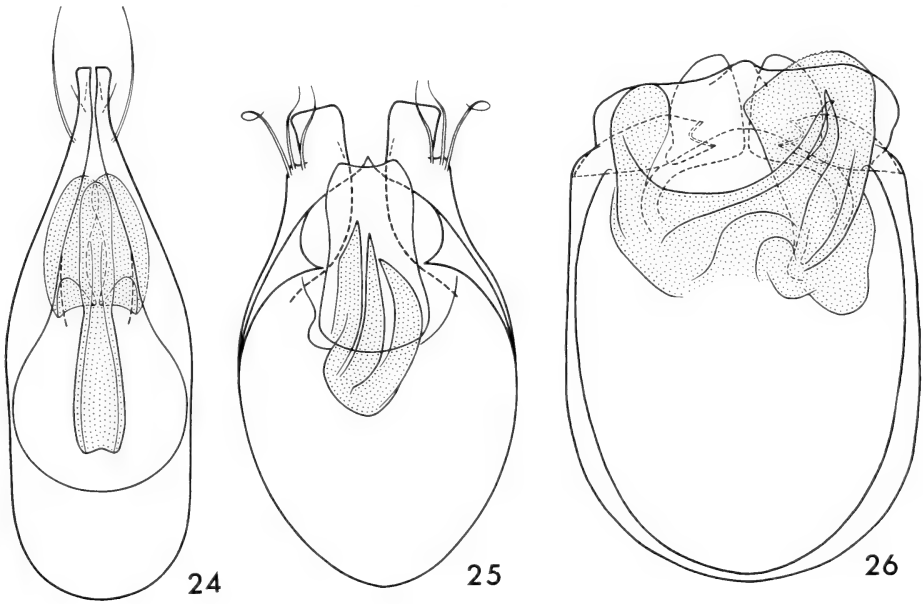


FIG. 24 à 26

24. *Batraxis hampei* Reitt., de l'Olympe, édéage, face dorsale. — 25. *Brachygluta excavativentris* Pic, de Heluan, id. — 26. *Trissemus militaris* Saulcy, de Nauplia, id.

Trissemus militaris (Saulcy) **et morio** (Reitt).

Trissemus morio REITTER [1884: 107; type: ♂, Zante/Grèce (? Mus. Paris) n'est qu'un synonyme de *T. militaris* SAULCY [1876: 81; type: ♂, Nauplia/Grèce (! Mus. Munich)] (**syn. nov.**). La fossette basale médiane du pronotum n'est pas absente comme l'indique DE SAULCY mais bien marquée, quoique très petite.

Le *Trissemus olivieri morio* décrit par KARAMAN (1960: 339) présente, par suite d'un échange malencontreux, la morphologie générale de *T. militaris* Saulcy = *morio* Reitt. et l'édéage de *T. olivieri* Raffr. ! *T. militaris* diffère en réalité nettement de toutes les espèces paléarctiques du genre par les caractères sexuels du métasternum (orné chez le ♂ d'une grande dépression profonde élargie d'avant en

arrière et limitée, de chaque côté, par une carène émoussée; les extrémités de ces deux carènes sont relevées et forment ainsi deux petites pointes en arrière des hanches II et deux pointes plus grandes, aiguës, sur le bord interne des hanches III) et par l'édéage (fig. 26; long. 0,41 à 0,42 mm).

Trissemus mundicornis (Pic) **et orientalis** (Raffr.)

Pic (1905: 105) a effectivement raison de faire tomber *Trissemus orientalis* Raffray [1904: 167; type: ♂, Mésopotamie/Irak (! Mus. Paris)] dans la synonymie de *T. mundicornis* Pic [1904: 49; type: ♂, Bagdad/Irak (! Mus. Paris)], décrit quelques mois auparavant.

T. mundicornis Pic se place près des *T. mundulus* Bes., *niloticus* Motsch. et *dentipes* Baudi, dont il diffère par les caractères sexuels des antennes et par l'édéage (fig. 27; long. 0,34 à 0,36 mm).

Trissemus numidicus Jeann.

Le type unique de *Trissemus numidicus* Jeannel [1956: 118, 121; type: ♀, Mont Edough/Algérie (! Mus. Paris)] est une femelle des environs de Bône; il a été trouvé dans la collection Abeille de Perrin, où il était mêlé à des femelles de *T. hererocerus* Aubé. Il diffère effectivement de ces dernières par la coloration plus claire, les antennes plus courtes et par les carénules du 1er tergite séparées par un espace très légèrement supérieur au cinquième de la largeur basale de ce tergite. Mais le type de *T. numidicus* Jeann. n'est à mon avis qu'une femelle immature de *T. antennatus* Aubé et doit tomber dans la synonymie de ce dernier (**syn. nov.**).

T. antennatus n'est connu en Afrique du Nord que par un mâle d'« Algérie », appartenant également à la collection Abeille de Perrin, mais dont la provenance a été mise en doute par Jeannel (1956: 123). Des erreurs d'étiquetage sont possibles; cependant je me demande si plusieurs Psélaphides n'ont pas été introduits accidentellement de France en Algérie, tels *Euplectus karsteni* Reichb. (= *barbarus* Jeann.), *Brachygluta haematica sinuata* Aubé (= *tuberiventris* Raffr.) et *Trissemus antennatus* Aubé (= *numidicus* Jeann.).

Bryaxis verruculus (Reitt.)

B. verruculus Reitter [1881: 488; type: ♂, Corse? (! Mus. Paris)], placé par son auteur près de *B. pandellei* Saulcy, est en fait un synonyme de *B. pandellei pandellei* Saulcy (**syn. nov.**). Ce dernier est répandu dans les régions atlantiques comprises de la Bretagne à la partie orientale des Monts Cantabriques; la provenance « Corsica, Desbr.» du type unique de *verruculus* est donc manifestement incorrecte.

JEANNEL (1950: 225) a cru reconnaître dans *verruculus* une sous-espèce corse de *B. pyrenaeus* Saulcy. Or le type de *verruculus* n'appartient pas à l'espèce *pyrenaeus* et celle-ci n'existe pas en Corse !

Bryaxis kahleri (Hölzel)

B. kahleri HÖLZEL [1954: 100; type: ♂, Doberbachgraben/Autriche (! Mus. Klagenfurt)] n'est qu'une forme mâle de *B. kruegeri* Mach.; les pattes sont renflées comme chez la forme typique mais le scape est simple, sans aucune ornementation, contrairement aux indications de la description originale. *B. kruegeri* f. ♂ *simplicicornis* BESUCHET [1961: 42; type: ♂, Croce d'Aune/Italie (! Mus. Genève)] n'est de ce fait qu'un synonyme de *B. kruegeri* f. ♂ *kahleri* Hölzel (**syn. nov.**).

Bryaxis judicariensis (Dod.) **et scherleri** Bes.

Le *Bythinus oreophilus judicariensis* décrit par DODERO [1919: 196; type: ♂, Monte Rima/Italie (! coll. Dodero)] est certes étroitement apparenté à *B. oreophilus* Meixn. de Styrie mais appartient à une espèce distincte, bien caractérisée par la ponctuation des élytres, l'ornementation du pédicelle (que DODERO n'a pas remarquée) et l'édéage. L'espèce est localisée sur les sommets des massifs de refuge de la bordure méridionale des Alpes (de la province de Vercelli à celle de Trento) et dans certains nunataks des Alpes centrales. *B. scherleri* BESUCHET [1964: 421; type: ♂, Camoghè/Suisse (! Mus. Genève)] n'est qu'un synonyme de *judicariensis* Dod. (**syn. nov.**).

Tychus pullus Kiesw. **et hirtulus** Reitt.

T. pullus Kiesenwetter [in KRAATZ, 1858: 46; lectotype: ♀, Nauplia/Grèce (! Mus. Munich)] est bien caractérisé par sa pubescence dressée formée de nombreuses soies longues mais fines; « *puba erecta longa, grisea dense lanuginosus* » comme l'avait déjà noté von Kiesenwetter. Les types, 3 ♀ conservées dans la collection Clemens Müller à Munich, sont tout à fait conformes à la description originale; ils portent chacun les étiquettes « Type », « Nauplia » et « Kiesenwetter ». Les *Tychus pullus* décrits par REITTER (1881: 514; 1884: 50) et KARAMAN (1955: 136) sont bien distincts du véritable *pullus ;* ils appartiennent à deux espèces étroitement apparentées qui sont restées confondues jusqu'à ce jour et qui sont décrites dans ce travail (Cf. *Tychus cordiger* n. sp. et *laminiger* n. sp., p. 408 et p. 409). Par contre *Tychus hirtulus* REITTER [1880: 217; type: ♂, Knin/Yougoslavie (! Mus. Paris)] tombe dans la synonymie de *pullus* Kiesw. (**syn. nov.**).

Tychomorphus integer (Reitt.) et **sicilianus** Jeann.

Le *Tychus integer* décrit par REITTER [1881: 513; lectotype: ♀, Sicile (! Mus. Vienne)] appartient au genre *Tychomorphus* Jeann.; les types, trois femelles aimablement communiquées par le Dr F. Janczyk, sont identiques à *Tychomorphus jacquelini sicilianus* JEANNEL [1950: 345; type: ♂, Sicile (! Mus. Paris)]. DODERO (1919: 228) avait déjà remarqué les affinités étroites existant entre *jacquelini* et *integer* puisqu'il a fait de ce dernier une variété du premier.

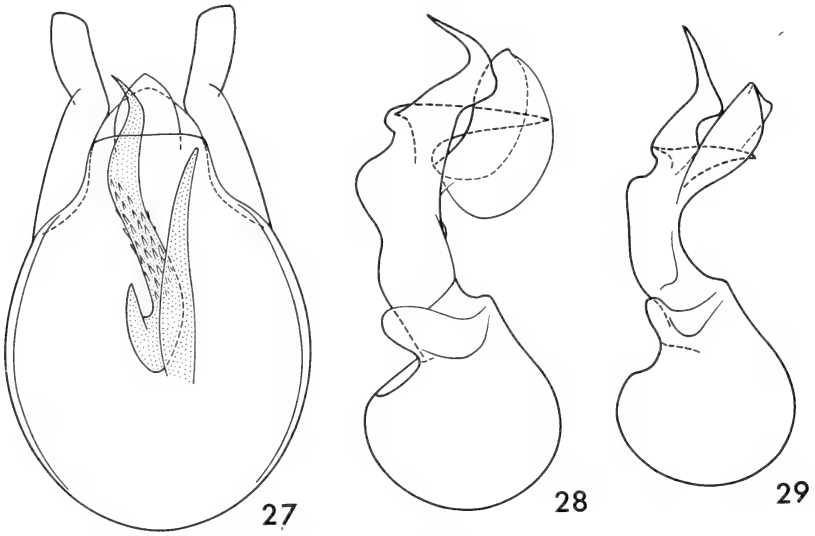


FIG. 27 à 29

27. *Trissemus mundicornis* Pic, de Mésopotamie, édéage, face dorsale. — 28. *Tychomorphus integer* Reitt., de Palerme, édéage, face latérale. — 29. *Tychomorphus jacquelini* Boield., de Palerme, id.

Tychomorphus integer Reitt. = *sicilianus* Jeann. **(syn. nov.)** et *T. jacquelini* Boield. sont à mon avis des espèces distinctes mais étroitement apparentées. Le premier diffère du second par la coloration plus claire, par la largeur du lobe frontal plus grande, comprise entre 0,19 et 0,20 mm (0,17 à 0,18 mm chez *jacquelini*), par la massue des antennes plus longue, comprise entre 0,33 et 0,35 mm (0,28 à 0,30 mm), par les yeux moins développés, spécialement chez la femelle où ils sont formés chacun de 11 à 15 ommatidies (25 à 30 ommatidies), par la dépression un peu plus longue du lobe frontal du mâle, enfin par l'édéage; celui-ci est plus grand et robuste chez *integer* (fig. 28; long. 0,31 mm), plus petit et grêle chez *jacquelini* (fig. 29; long. 0,28 à 0,29 mm). Le premier est localisé à la Sicile (Palermo, Ficuzza, Monti Iblei), tandis que le second est connu de France centrale et méridionale, de presque toute l'Italie continentale, de l'île de Giglio, de Sicile, de Tunisie et d'Algérie.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

AUBÉ, C. 1833. *Pselaphiorum monographia.* Mag. Zool. Paris 3, 71 pp.

— 1844. *Révision de la famille des Psélaphiens.* Ann. Soc. ent. Fr. (2e sér.) II: 73-160.

BESUCHET, C. 1960 *Coléoptères Psélaphides de la collection J. Sahlberg.* Ann. ent. Fenn. 26: 11-31.

— 1961. *Psélaphides paléarctiques. Espèces nouvelles et notes synonymiques.* Mitt. schweiz. ent. Ges. 34: 30-42.

— 1963. *Notes sur quelques Brachygluta paléarctiques.* Ibid. 36: 27-46.

— 1964. *Psélaphides paléarctiques. Espèces nouvelles et notes synonymiques. II.* Rev. suisse Zool. 71: 411-443.

BRENSKE, E. et E. REITTER. 1884. *Neuer Beitrag zur Käferfauna Griechenlands.* Dtsch. ent. Z. 28: 17-100.

DENNY, H. *Monographia Pselaphidarum et Scydmaenidarum Britanniae.* Norwich, 74 pp.

DODERO, A. 1919. *Materiali per lo studio dei Coleotteri italiani. IV. Pselaphidae.* Ann. Mus. Stor. nat. Genova (ser. 3a) VIII: 172-250.

FIORI, A. 1914. *Descrizioni di alcune specie di Coleotteri mirmecofili del Gargano, Sicilia e Cirenaica.* Riv. coleott. ital. XII: 105-120.

HÖLZEL, E. 1954. *Eine neue Bythinus-Art aus der Nordkette der karnischen Alpen in Kärnten mit einem Tabellenauschnitt der nächstverwandten Arten und zwei Abbildungen.* NachrBl. bayer. Ent. München III: 100-102.

JEANNEL, R. 1950. *Coléoptères Psélaphides.* Faune Fr. 53, 421 pp.

— 1956. *Les Psélaphides de l'Afrique du Nord.* Mém. Mus. Hist. nat. Paris, sér. A, 14, 233 pp.

KARAMAN, Z. 1955. *Revision des Tribus Tychini mit besonderer Berücksichtigung der balkanischen Arten.* Acta Mus. maced. Sci. nat. Skopje III: 105-144.

— 1960. *Die Batrisinen und Brachyglutinen der Balkanhalbinsel.* Jb. land.-forstw. Fak. Univ. Skopje 13: 317-343.

— 1962. *Neue Vertreter des Tribus Euplectini.* Fragm. balcan. Skopje IV: 61-67.

— 1963. *Nouvelles espèces de Trissemus et de Reichenbachia.* Bull. Soc. ent. Mulhouse: 79-81.

— 1967a. *Nouveau représentant des Brachyglutini et remarques sur des Amauropsini.* Ibid.: 59-62.

— 1967b. *Revision der Gattung Trimium Aubé.* Acta Mus. maced. Sci. nat. Skopje X: 131-173.

KRAATZ, G. 1858. *Beitrag zur Käferfauna Griechenlands. II.* Berl. ent. Z. 2: 37-67.

LOKAY, E. 1913. *Kritische Bemerkungen zu Plectophloeus rhenanus Rtt. und tenuicornis Rtt. und ein neuer Fund zweier Euplectus-Arten in Böhmen.* Acta Soc. ent. Čeck. X: 33-37.

MEGGIOLARO, G. 1961. *Beschreibung eines neuen Bibloplectus aus Jugoslawien.* Fragm. balcan. Skopje III: 197-200.

MULSANT, E. et C. REY. 1861. *Description de quelques Coléoptères nouveaux ou peu connus.* Opusc. ent. Paris XII: 47—92.

PIC, M. 1904. *Descriptions d'un Bryaxis et de plusieurs Malacodermes ou Rhyncophores.* Echange, Lyon 20, no 235: 49-51.

— 1905. *Descriptions abrégées et notes diverses.* Ibid. 21, no 242: 105-107.

— 1939. *Coléoptères nouveaux d'Egypte et du Sinaï.* Bull. Soc. ent. Egypte 23: 143-149.

RAFFRAY, A. 1873. *Bryaxis tuberiventris*. Petites Nouv. ent. Paris 3, no 40: 160.
— 1895. *Revision des Psélaphides des îles de Singapore et de Penang*. Rev. Ent. Caen 14: 21-82.
— 1903-1904. *Genera et catalogue des Psélaphides*. Ann. Soc. ent. Fr. 72: 484-604; 73: 1-476, 635-658.
— 1910. *Revision des Euplectus paléarctiques*. Ibid. 79: 179-264.
REITTER, E. 1880. *Coleopterologische Ergebnisse einer Reise nach Croatien, Dalmatien und der Herzegowina im Jahre 1879*. Verh. zool.-bot. Ges. Wien 30: 201-228.
— 1881. *Bestimmungstabellen der europäischen Coleopteren. V. Paussidae, Clavigeridae, Pselaphidae und Scydmaenidae*. Ibid. 31: 443-593.
— 1882. *Naturgeschichte der Insekten Deutschlands. Coleoptera III, 2, erste Lieferung*. Berlin, 198 pp.
— 1884. *Resultate einer coleopterologischen Sammel-Campagne während den Monaten Februar bis April 1883 auf den jonischen Inseln*. Dtsch. ent. Z. 28: 101-122.
ROTTENBERG, A. VON. 1870. *Beiträge zur Coleopteren-Fauna von Sicilien*. Berl. ent. Z. 14: 11-40.
SAULCY, F. DE. 1876. *Species des Paussides, Clavigérides, Psélaphides et Scydménides de l'Europe et des pays circonvoisins*. Bull. Soc. Hist. nat. Metz 14: 25-100.
TOURNIER, H. 1867. *De quelques nouveaux Coléoptères d'Europe et d'Algérie*. Ann. Soc. ent. Fr. (4e sér.) 7: 561-570.
VŠETEČKA, K. 1959. *Wissenschaftliche Ergebnisse der zoologischen Expedition des National-Museums in Prag nach der Türkei. 28. Coleoptera Pselaphidae, Scydmaenidae*. Acta ent. Mus. nat. Pragae 33: 327-331.
WÖRNDLE, A. 1950. *Die Käfer von Nordtirol*. Innsbruck, 388 pp.

Tome 76, nº 17 — Juin 1969

Liste des chiroptères de la Tunisie

par

V. AELLEN et P. STRINATI
Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Historique 421
Liste des chiroptères 423
Liste des localités 428
Bibliographie 430

HISTORIQUE

D'une façon générale, les mammifères de l'Afrique du Nord (ou Afrique-Mineure), soit du Maroc, de l'Algérie et de la Tunisie, sont bien connus. Cependant, les chauves-souris n'ont pas été observées, récoltées et étudiées d'une façon aussi attentive que d'autres ordres, tels que les rongeurs et les carnivores.

Alors que le Maroc et l'Algérie ont fait l'objet de monographies sur les mammifères, parfois fort anciennes il est vrai, la Tunisie n'a pas été privilégiée jusqu'ici. En fait, on ne peut citer que le catalogue de LATASTE (1887); le travail dactylographié de BLANC (1935) ne peut être considéré comme publication scientifique vu son mode d'impression et de diffusion.

Pour avoir une idée du peuplement mammalien de la Tunisie, il faut avoir recours aux monographies concernant l'ensemble de l'Afrique-Mineure et aux nombreux travaux épars dans la littérature signalant une nouvelle espèce ou une nouvelle localité pour la Tunisie. On trouvera une liste de ces travaux dans la bibliographie à la fin de ce travail.

Quant aux monographies, la première importante en date est celle de LATASTE (1885). Cet auteur retrace l'historique des recherches zoologiques en Afrique du Nord et nous renvoyons à ce travail le lecteur qui serait intéressé. LATASTE signale

5 espèces de chauves-souris pour la Tunisie. En 1887, LATASTE publie un catalogue spécialement consacré aux mammifères de la Tunisie; les 5 mêmes chauves-souris sont citées, mais des précisions sur des localités sont apportées.

A la même époque, KOBELT (1886) passe en revue les mammifères de l'Afrique du Nord. Il n'y a toutefois aucune donnée nouvelle concernant les chiroptères de la Tunisie.

Ce sont toujours les mêmes 5 espèces signalées par LATASTE qui sont citées dans le travail de TROUESSART (1905), qui est avant tout un travail de compilation. Cet auteur n'ajoute rien aux connaissances acquises sur les chauves-souris de la Tunisie.

Il en va de même de la belle monographie des mammifères et des oiseaux de l'Afrique du Nord par HEIM DE BALSAC (1936), qui ne contient rien de nouveau pour la Tunisie.

Nous citons pour mémoire un travail dactylographié, daté de 1935, et dont l'auteur est M. BLANC, alors taxidermiste à Tunis. Nous ne pouvons pas considérer ce travail comme une publication. Néanmoins, les indications qu'il contient sont plausibles et comme elles sont souvent reprises par les auteurs ultérieurs, nous en tenons compte dans notre liste. BLANC a trouvé lui-même 5 espèces et il avait connaissance de la présence d'une sixième.

En 1937, LAURENT fait une mise au point de nos connaissances sur les chiroptères de l'Afrique du Nord. Il cite environ 22 espèces dont 8 seulement pour la Tunisie. Il reprend les données de BLANC, qui constituent la base de sa documentation pour la Tunisie.

La dernière monographie date de plus de 20 ans; c'est celle de RODE (1947), qui n'a d'ailleurs fait qu'un rapide travail de compilation. Cet auteur cite 6 espèces pour la Tunisie.

A la suite de nos travaux de recherches dans la littérature, et après un voyage spéléologique en Tunisie (AELLEN et STRINATI 1969), nous pouvons dresser actuellement une liste de 14 espèces pour la Tunisie. Il est certain que cette liste n'est pas exhaustive; la recherche des chauves-souris avec les méthodes modernes (filets japonais) permettra la découverte de nombreuses autres espèces, signalées déjà soit au Maroc et en Algérie, soit en Egypte et en Libye, ou encore dans les régions sahariennes.

* * *

Nous remercions vivement le Professeur H. Kahmann de nous avoir prêté une copie du travail de BLANC, dont l'original est déposé à Tunis dans la bibliothèque de la société des sciences naturelles de Tunisie. Nos remerciements vont également à M. M. Frainier, qui nous a accompagnés et aidés lors de notre voyage spéléologique en Tunisie en octobre 1967.

LISTE DES CHIROPTÈRES

Seules sont citées les références originales, même si dans un travail ultérieur une chauve-souris est signalée dans une même localité mais sous un nom différent, plus moderne généralement.

RHINOPOMATIDAE

Rhinopoma hardwickei cystops Thomas 1903

Rhinopoma microphyllum. OLIVIER 1909 (1).
Rhinopoma cystops arabium. LAURENT 1941 (2).

Redeyef (1)
entre Metlaoui et Redeyef (2).

Il est à peu près certain que *R. microphyllum* (Brünnich) n'existe pas en Afrique du Nord-Ouest. A l'époque où OLIVIER a signalé cette espèce en Tunisie, on la distinguait mal de *R. hardwickei* Gray, et comme l'auteur ne donne aucune description précise, ni mensuration, il est permis de supposer qu'il s'agissait en fait de *R. hardwickei.* Aucune autre trouvaille de *microphyllum* n'a été faite par la suite, alors que *hardwickei* a été retrouvé tout près de Redeyef. LAURENT était arrivé à la même conclusion pour l'Afrique du Nord, bien qu'il ait ignoré le travail de OLIVIER.

RHINOLOPHIDAE

Rhinolophus ferrumequinum ferrumequinum (Schreber 1774)

Rhinolophus ferrumequinum. LATASTE 1885 (1). HEIM DE BALSAC et. al. 1954 (2).
Rhinolophus ferrumequinum obscurus. DELEUIL et LABBÉ 1955a (3).
Rhinolophus f. ferrumequinum. AELLEN et STRINATI 1969 (4).

Feriana (1)
entre El Haouaria et Sidi Daoud (2) (3)
djebel Bou Kornine (3)
djebel Ressas (3)
El Akhouat (3)
djebel Zaghouan (3) (4).

TROUESSART (1906) signale *R. ferrumequinum* en Khroumirie d'après le matériel récolté par Gadeau de Kerville. Mais ce dernier (1908) rectifie cette donnée: il y a eu erreur d'étiquetage, il s'agit en fait de *R. hipposideros.*

Rhinolophus mehelyi Matschie 1901

Rhinolophus mehelyi. KAHMANN 1958 (1).

djebel Achkeul (1)
El Haouaria (1)
djebel Orbata (1).

Rhinolophus euryale barbarus Andersen et Matschie 1904

Rhinolophus barbarus. ANDERSEN et MATSCHIE 1904 (1).
Rhinolophus euryale. GADEAU DE KERVILLE 1908 (2). BLANC 1935 (3).
Rhinolophus ? euryale. AELLEN et STRINATI 1969 (4).
Rhinolophus euryale tuneti. DELEUIL et LABBÉ 1955a (5).

Tebourba (1) (3)
djebel Gloub (2)
djebel Achkeul (3)
Gafsa (3)
djebel Zaghouan (4)
El Haouaria (5)
djebel Cheïd, entre Testour et El Aroussa (5).

Nous avons montré ailleurs (AELLEN et STRINATI 1969) que la forme *tuneti* décrite par DELEUIL et LABBÉ n'est pas identifiable et se rapporte probablement à deux autres espèces de *Rhinolophus*, soit *mehelyi* et *blasii*. Il n'est toutefois pas exclu que *R. euryale* ne se trouve pas dans le matériel étudié par ces auteurs.

Rhinolophus hipposideros minimus Heuglin 1861

Rhinolophus hipposideros. GADEAU DE KERVILLE 1908 (1). BLANC 1935 (2).
Rhinolophus hipposideros minimus. DELEUIL et LABBÉ 1955a (3).

Aïn Draham (1)
Kasserine (2)
djebel Zaghouan (3).

HEIM DE BALSAC et al. (1954) écrivent que dans la grotte d'El Haouaria on a trouvé 3 espèces de chauves-souris dont le petit rhinolophe *(Rhinolophus hipposideros)*. Cette indication semble erronée; en effet, basée sur le matériel étudié par DELEUIL et LABBÉ, elle n'est pas reprise par ces auteurs.

Rhinolophus blasii blasii Peters 1866

Rhinolophus b. blasii. AELLEN et STRINATI 1969 (1).

El Haouaria (1).

HIPPOSIDERIDAE

Asellia tridens diluta Andersen 1918

Phyllorhina tridens. LATASTE 1885 (1).

El Hamma (1).

LAURENT (1937a) indique *Asellia tridens diluta* à Gafsa (Lataste). Il s'agit manifestement d'une erreur; LATASTE n'a signalé cette espèce qu'à El Hamma de Gabès.

VESPERTILIONIDAE

Myotis blythi oxygnathus (Monticelli 1885)

Vespertilio murinus. DOBSON 1878 (1). LATASTE 1885 (2). LATASTE 1887 (3).
Myotis murinus. GADEAU DE KERVILLE 1908 (4). BLANC 1935 (5).
Myotis myotis oxygnathus. DELEUIL et LABBÉ 1955a (6). WANDELER 1967 (7).
Myotis blythi oxygnathus. AELLEN et STRINATI 1969 (8).

Tunis (1)
Gafsa (2)
Feriana (2)
djebel Gattuna (3)
djebel Gloub (4)
Tebourba (5)
djebel Achkeul (5)
djebel Saïkra (6)
djebel Zaghouan (6)
El Haouaria (6)
djebel Ressas (6)
Utique (6)
Djebel Abiod (6)
El Akhouat (6)
djebel Cheïd, entre Testour et El Aroussa (6)

Nefta (7)
Kef-el-Agab (8)

Dans notre travail sur les chauves-souris cavernicoles de Tunisie (1969), nous avons émis l'hypothèse que, des deux espèces de grands murins, seul le *Myotis blythi oxygnathus* semblait habiter l'Afrique du Nord.

Pipistrellus pipistrellus (Schreber 1774)

Vespertilio pipistrellus. GALLI-VALERIO 1911 (1).

Adjim (Djerba) (1).

Admettre cette espèce dans la faune tunisienne en se basant uniquement sur la référence d'un travail de parasitologie est probablement abusif, d'autant plus que l'espèce habituelle dans ces régions, *Pipistrellus kuhli*, est signalée dans l'île de Djerba et que par conséquent une confusion est très possible. Cependant, il est probable aussi que la pipistrelle ordinaire se trouve en Tunisie; elle est signalée au Maroc et en Algérie, en particulier à Bône, à quelque 60 km de la frontière tunisienne (DOBSON 1878; cf. LATASTE 1885: 71).

La sous-espèce *mediterraneus* Cabrera, reconnue par plusieurs auteurs récents, est peut-être valable pour l'Afrique du Nord.

Pipistrellus kuhli (Kuhl 1819)

Vesperugo marginatus. FITZINGER 1870 (1).
Vesperugo kuhli. DOBSON 1878 (2). LATASTE 1885 (3). LATASTE 1887 (4). ANDERSON 1892 (5). OLIVIER 1896 (6).
Vespertilio kuhli. BLANC 1935 (7).
Vespertilio (kuhli) albolimbatus. BLANC 1935 (8).
Pipistrellus kuhli. DELEUIL et LABBÉ 1955b (9).
Pipistrellus k. kuhli. DELEUIL et LABBÉ 1955a (10). AELLEN 1957 (11).
Pipistrellus kuhli albolimbatus. DELEUIL et LABBÉ 1955a (12).

Tunisie (1)
Tunis (2) (6)
El Hamma (3)
région des Chotts (4)
Douirat (5)
Sousse (6)
Kairouan (6)
Djerba (8) (9) (*)
Zarzis (8) *

Tatahouine (8) *
El Hamaïn (9)
Massicault (9)
Sidi Daoud (9)
Redeyef (9) (12) *
oued Lebna (9)
basse Medjerda (10)
plaine de Mornag (10)
Bulla Regia (10)
El Bathan (10)
Mégrine (9) (10)
Dubosville (9) (10)
Gabès (11)
Moularès (12) *

Pipistrellus k. kuhli (= *albolimbatus* Küster 1835) est certainement la forme la plus répandue, en tous cas dans le nord et le centre (cf. BLANC 1935, LAURENT 1937b). Mais dans le sud et l'extrême sud, la forme *pallidus* Heim de Balsac 1936 (= *albolimbatus*, auct., nec Küster; = *latastei* Laurent 1937b) est probablement valable. Les localités où cette forme est signalée sont marquées d'un *. Pour l'île de Djerba, les avis diffèrent: pour BLANC, c'est la forme *pallidus*, pour DELEUIL et LABBÉ, il semble que la pipistrelle de Djerba ne se distingue pas de celle du nord de la Tunisie.

Eptesicus serotinus isabellinus (Temminck 1840)

Vesperugo serotinus isabellinus. LATASTE 1885 (1).
Eptesicus isabellinus. DELEUIL et LABBÉ 1955b (2).

environs de Tunis (1)
région de Tozeur (2).

Otonycteris hemprichi hemprichi Peters 1859

Otonycteris hemprichi. DELEUIL 1957 (1). FAIN 1959 (2).

Redeyef (1)
Sfax (2).

Plecotus austriacus aegyptius (Fischer 1829)

Plecotus auritus. ANDERSON 1892 (1). DELEUIL et LABBÉ 1955b (2).
Plecotus a. auritus. LAURENT 1939 (3).

Douirat (1)
Redeyef (2)
Tatahouine (3).

LAURENT (1939) précise que les bulles tympaniques des 2 spécimens tunisiens qu'il a examinés sont semblables par leur forme et leurs dimensions à celles de spécimens européens typiques. Or, il a utilisé comme matériel de comparaison des oreillards des Basses-Alpes, de Haute-Marne, de Haute-Savoie et de Genève, qui pourraient tous appartenir à *austriacus*. On sait que les bulles tympaniques constituent le principal caractère permettant de séparer sûrement *P. auritus* de *P. austriacus*.

La plupart des auteurs récents admettent que l'oreillard de l'Afrique du Nord appartient à l'espèce *austriacus* Fischer 1829. Nous sommes d'avis de conserver le nom subspécifique de *aegyptius* Fischer 1829, qui antidate nettement son synonyme *christiei* Gray 1838.

Miniopterus schreibersi schreibersi (Kuhl 1819)

Miniopterus schreibersi. HARTMANN 1868 (1). BLANC 1935 (2). DELEUIL et LABBÉ 1955b (3).

Tunisie (1)
Tebourba (2)
djebel Achkeul (2)
Gafsa (2)
El Haouaria (3)
région de Ghardimaou (3)
Bulla Regia (3)
région de Souk el Arba (3)
Utique (3).

LISTE DES LOCALITÉS

Nous nous sommes basés pour l'orthographe des noms et les coordonnées sur l'ouvrage suivant:

Tunisia. Official standard names approved by the United States Board on Geographic Names. Gazetteer 81. Washington, 1964.

Achkeul, djebel — 37 08 N/9 40 E
Adjim — 33 44 N/10 45 E
Aïn Draham — 36 47 N/8 42 E
Bou Kornine, djebel — 36 42 N/10 21 E

Bulla Regia — 36 33 N/8 45 E
Cheïd, djebel — 36 22 N/9 18 E
Chotts, région des — env. 33 40 à 34 10 N/8 à 9 50 E
Djebel Abiod — 36 59 N/9 05 E
Djerba, île de — 33 48 N/10 54 E
Douirat — 32 52 N/10 17 E
Dubosville — 36 47 N/10 12 E
El Akhouat — 36 15 N/9 15 E
El Aroussa — 36 23 N/9 27 E
El Bathan — 36 48 N/9 51 E
El Hamaïn (Medjez El Bab) — 36 39 N/9 37 E
El Hamma — 33 54 N/9 48 E
El Haouaria — 37 03 N/11 01 E
Feriana — 34 57 N/8 34 E
Gabès — 33 53 N/10 07 E
Gafsa — 34 25 N/8 48 E
Gattuna, djebel, cf. djebel Bou Kornine
Ghardimaou — 36 27 N/8 26 E
Gloub, djebel — 36 39 N/8 34 E
Kairouan — 35 41 N/10 07 E
Kasserine — 35 11 N/8 48 E
Kef-el-Agab — 4 km WNW Souk el Arba
Lebna, oued — 36 43 N/10 58 E
Massicault — 36 43 N/9 53 E
Medjerda, oued — 37 07 N/10 13 E
Mégrine — 36 46 N/10 14 E
Metlaoui — 34 20 N/8 24 E
Mornag, plaine de — SW du djebel Bou Kornine
Moularès — 34 29 N/8 16 E
Nefta — 33 52 N/7 53 E
Orbata, djebel — 34 24 N/9 08 E
Redeyef — 34 23 N/8 09 E
Ressas, djebel — 36 36 N/10 20 E
Saïkra, djebel — 33 26 N/10 17 E
Sfax — 34 44 N/10 46 E
Sidi Daoud — 37 00 N/10 54 E
Souk el Arba — 36 30 N/8 45 E
Sousse — 35 49 N/10 38 E
Tatahouine — 32 56 N/10 27 E
Tebourba — 36 50 N/9 50 E
Testour — 36 33 N/9 27 E

Tozeur — 33 55 N/8 08 E
Tunis — 36 48 N/10 11 E
Utique — 37 04 N/10 04 E
Zaghouan, djebel — 36 21 N/10 07 E
Zarzis — 33 30 N/11 07 E

BIBLIOGRAPHIE

AELLEN, V. 1957. *Les Chiroptères africains du Musée zoologique de Strasbourg*. Rev. suisse Zool. 64: 189-214.

— et P. STRINATI. 1969. *Chauves-souris cavernicoles de Tunisie*. Actes 5e Congr. intern. Spéléol. Stuttgart. (Sous presse).

ANDERSEN, K. et P. MATSCHIE. 1904. *Übersicht einiger geographischen Formen der Untergattung Euryalus*. SitzBer. Ges. naturf. Fr. Berlin 5: 71-83.

ANDERSON, J. 1892. *On a small Collection of Mammals, Reptiles, and Batrachians from Barbary*. Proc. zool. Soc. London 1892: 3-24.

BLANC, M. 1935. *Faune Tunisienne. Mammifères*. Dactylographiée, Tunis, 34 pp.

DELEUIL, R. 1957. *Une nouvelle Chauve-souris pour la Tunisie : Otonycteris hemprichi Peters 1860*. Mammalia 21: 190.

— et A. LABBÉ. 1955a. *Contributions à l'étude des chauves-souris de Tunisie*. Bull. Soc. Sci. nat. Tunisie 8: 39-55.

— et — 1955b. *Sur la variabilité de la Pipistrelle de Kuhl (Pipistrellus Kuhli)*. Bull. Soc. Sci. nat. Tunisie 8: 237-242.

DOBSON, G. E. 1878. *Catalogue of the Chiroptera in the collection of the British Museum*. London: XLII + 567 pp.

FAIN, A. 1959. *La famille Gastronyssidae Fain, 1956. Description de deux nouvelles espèces chez des Chauves-souris asiatiques (Acarina : Sarcoptiformes)*. Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belg. 35: 1-22.

FITZINGER, L. J. 1870. *Kritische Durchsicht der Ordnung der Flatterthiere oder Handflügler (Chiroptera)*. SitzBer. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. I 62: 211-317.

GADEAU DE KERVILLE, H. 1908. *Voyage zoologique en Khroumirie (Tunisie) mai-juin 1906*. Paris: 316 pp.

GALLI-VALERIO, B. 1911. *Notes de parasitologie et de technique parasitologique*. Centralbl. Bakter. I 60: 358-363.

HARTMANN, R. 1868. *Geographische Verbreitung der im nordöstlichen Afrika wildlebenden Säugethiere*. Zeitschr. Ges. Erdkunde Berlin 3: 28-69.

HEIM DE BALSAC, H. 1936. *Biogéographie des mammifères et des oiseaux de l'Afrique du Nord*. Bull. biol. France Belg., Suppl. 21: 447 pp.

— ,M. ARNOULD, J. CANTONI et R. DELEUIL. 1954. *Note sur les régurgitations de la Chouette Effraye (Tyto alba alba Scop.)*. Bull. Soc. Sci. nat. Tunisie 7: 139-140.

KAHMANN, H. 1958. *Die Fledermaus Rhinolophus mehelyi Matschie, 1901 als Glied der Säugetierfauna in Tunesien*. Zool. Anz. 161: 227-237.

KOBELT, W. 1886. *Die Säugetiere Nordafrikas*. Der Zoologische Garten 27: 169-177, 205-212, 237-243, 312-316.

LATASTE, F. 1881. In ROUDAIRE: *Rapport sur la dernière Expédition des Chotts.* (Non vu).

— 1885. *Etude de la faune des Vertébrés de Barbarie (Algérie, Tunisie et Maroc). Catalogue provisoire des mammifères apélagiques sauvages.* Bordeaux: 177 pp. (A paru aussi in: Actes Soc. linn. Bordeaux 39: 129-289).

— 1887. *Catalogue critique des Mammifères apélagiques sauvages de la Tunisie.* Explor. scient. Tunisie. Zool.-Mammif., Paris: XV + 42 pp.

LAURENT, P. 1937a. *Une forme nouvelle du genre « Asellia : A. tridens pallida » subsp. nov.* Mammalia 1: 111-116.

— 1937b. *Essai d'une clef dichotomique des cheiroptères de la Barbarie.* Mammalia 1: 133-159.

— 1939. *Présence de l'Oreillard d'Europe (Plecotus auritus auritus Linné) dans le Sud Tunisien.* Bull. Mus. nation. Hist. nat. Paris 11: 279-282.

— 1941. *Une addition à la faune mammalogique nord-africaine : Rhinopoma cystops arabium Thomas.* Mammalia 5: 11-17.

OLIVIER, E. 1896. *Matériaux pour la faune de la Tunisie.* Rev. scient. Bourbonnais 9: 117-133.

— 1909. *Rhinopoma microphyllum en Tunisie.* Bull. Soc. zool. France 34: 148.

RODE, P. 1947. *Les mammifères de l'Afrique du Nord. I.* La Terre et la Vie 94: 120-142.

TROUESSART, E. L. 1905. *La Faune des Mammifères de l'Algérie, du Maroc et de la Tunisie.* Causeries scient. Soc. zool. France 1: 353-410.

— 1906. *Liste des Mammifères rapportés par M. H. Gadeau de Kerville de Khroumirie (Tunisie occidentale).* Bull. Mus. nation. Hist. nat. Paris 12: 447.

WANDELER, A. 1967. *Die Wirbeltiere von Nefta. Beitrag zur Ökologie einer Oase.* Jahrb. naturhist. Mus. Bern 1963-1965: 229-292.

Tome 76, n° 18 — Juin 1969

L'identification du Chat forestier d'Europe *Felis s. silvestris* Schreber 1777 par une méthode ostéométrique[1]

par

Paul SCHAUENBERG

Muséum d'Histoire naturelle de Genève
Faculté des Sciences de Nancy, Zoologie approfondie, 54-Nancy, France

avec 2 figures dans le texte

I. INTRODUCTION

Le problème de l'identification du crâne du Chat forestier d'Europe *F. s. silvestris* Schreber a préoccupé les mammalogistes depuis toujours. Une multitude de mesures et d'indices ont été proposés; aucun cependant ne permet une définition certaine de l'espèce. Dans le cadre de l'étude approfondie du Chat forestier d'Europe, entreprise au Laboratoire de zoologie approfondie de la Faculté des sciences de Nancy, sous la direction du Prof. B. CONDÉ, j'ai été amené à comparer toutes les mensurations publiées. M'inspirant des travaux de RÖHRS (1955) et de FROUIN (1964), j'ai orienté mes recherches vers l'élaboration d'une méthode valable permettant l'identification des deux espèces de Chats d'Europe occidentale. Il s'agissait de mettre au point une technique qui rende possible la détermination d'un crâne isolé, en excluant la nécessité de le comparer à d'autres spécimens.

Je passe brièvement en revue les travaux préliminaires publiés sur ce sujet, qui a fait l'objet de recherches depuis la fin du XIX^e siècle. BLACZEK (1887), comparant *F. silvestris* à *F. catus* L. écrivait (p. 158): « Man kann durch Abwägen derselben unter Zuhilfenahme ähnlichwertiger, welche sich auf die Gesamtform des Schädel, auf die Knochengeräten desselben und auf seine Capacität beziehen, im

[1] L'auteur a bénéficié d'un subside du Fonds national pour la Recherche scientifique pour cette étude.

Allgemeinen wohl entscheiden, ob ein Schädel hierhin oder dorthin gehöre, nicht aber so bestimmt wie es die Unterscheidung zweier Arten verlangt.

Plus loin (p. 159) cet auteur déclarait: « J'espérais obtenir des chiffres précis en pesant les crânes et en mesurant la capacité crânienne; seules les différences dans les poids du crâne paraissent offrir une indication sur l'âge ». En 1912, KLATT a signalé une réduction de la capacité crânienne chez différents mammifères domestiqués, par rapport à celle de leur forme sauvage: Porc, Mouton, Lapin, Furet, Chien et Chat. RÖHRS (1955) considérait le Chat domestique comme relativement « peu domestiqué ». Dans son étude il met en évidence une diminution du volume cérébral, particulièrement apparente dans la partie occipitale du cerveau. Les auteurs allemands supposent une sollicitation moindre du système nerveux central chez l'animal domestiqué. Il s'agirait, en fait, d'une adaptation progressive à un milieu très différent de celui au sein duquel évolue normalement l'animal sauvage. RÖHRS note les valeurs suivantes pour le poids du cerveau:

F. silvestris : 38,5 à 41,7 g. (4 spécimens)
F. catus : 25,1 à 33,5 g. (17 spécimens)

Le cerveau du Chat domestique accuse un poids jusqu'à 25% inférieur à celui du Chat forestier sauvage. HALTENORTH (1957) admet que toutes les différences entre les crânes des deux espèces sont relatives. Cet auteur ne fait aucune allusion à la mesure de la capacité crânienne. Dans son étude sur les caractères de la forme pure du Chat sauvage, SUMINSKI (1962) ne mentionne pas non plus la mesure de la capacité crânienne. Aucun progrès n'a été réalisé par les mammalogistes allemands dans le domaine controversé de l'identification de *F. silvestris*. En effet, HEMMER (1964) reprend les estimations des auteurs antérieurs, sans y apporter d'éléments nouveaux.

FROUIN (1964) semble avoir été le premier à tenter la comparaison du Chat sauvage et du Chat domestique selon une méthode basée sur le cubage du crâne. Il a étudié 7 crânes de *F. silvestris* et 9 crânes de *F. catus*, dont la majorité fait partie de la collection du Muséum de Paris. Cet auteur établit un rapport entre la capacité crânienne et le poids total du corps. Son travail s'apparente à celui de RÖHRS (1955), qui comparait le poids du cerveau au poids total du corps des Chats. Mise à part l'imprécision résultant de la variabilité du poids chez *F. silvestris* (*cf.* CONDÉ ET SCHAUENBERG 1969) ces deux méthodes présentent un inconvénient majeur sur le plan pratique. Dans l'une et l'autre, le chercheur doit disposer du cadavre entier de l'animal à identifier; la méthode de RÖHRS requiert en outre le sciage longitudinal du crâne pour l'extraction du cerveau. FROUIN fait un pas vers une solution pratique. Dans un tableau synoptique, il indique que chez *F. catus* la capacité crânienne est généralement inférieure à 30 cm^3, parfois égale et rarement supérieure à cette valeur. Chez *F. silvestris* la capacité est généralement supérieure à 30 cm^3, parfois égale et rarement inférieure à cette valeur. Il n'en reste pas moins

qu'en raison de leur manque de précision, ces données ne permettent pas une identification certaine des deux espèces de *Felis*.

Je remercie vivement les directeurs et conservateurs des musées qui ont aimablement mis leur matériel à ma disposition: MM. B. Condé, Nancy; J. Dorst et F. Petter, Paris; J. de la Comble, Autun; G. Stein et Mlle. R. Angermann, Berlin; V. Aellen, Genève; E. Sermet, Yverdon; H. Sägesser, Berne; H. Schaefer, Bâle; A. Meylan, Nyon. J'exprime ma gratitude à M. le prof. Dr. D. Müller-Using, pour la généreuse hospitalité qu'il m'a accordée lors de mon séjour à Hannoversch-Münden. Je remercie MM. P. Leyhausen, Max-Planck Institut für Verhaltensphysiologie, Wuppertal; H. Heim de Balsac, Paris et J. de Beaumont, Lausanne, pour leurs précieux conseils et encouragements.

II. MATÉRIEL

Cette étude porte sur un total de 356 crânes. Les 139 spécimens de *F. silvestris* proviennent de France, d'Allemagne, de Roumanie, de Hongrie, de Yougoslavie et de Suisse. Tous appartiennent à la sous-espèce typique *F. silvestris silvestris* Schreber 1777. La plupart des Chats domestiques (191 sur 217) ont été préparés par moi-même. Ils ont été collectés à l'usine d'équarrissage de Genève, de janvier à avril 1964. Le matériel étudié a été emprunté aux institutions et collections suivantes:

	F. silvestris	*F. catus*
FRANCE:		
Collection de l'auteur et Musée zoologique de Nancy	56	191
Muséum national de Paris	7	1
Musée zoologique d'Autun	1	—
SUISSE:		
Muséum de Genève	10	12
Musée du Vieil Yverdon	1	—
Naturhistorisches Museum Bern	9	5
Naturhistorisches Museum Basel	1	—
A. Meylan, Nyon	1	—
Coll. privée	—	1
RÉPUBLIQUE DÉMOCRATIQUE ALLEMANDE:		
Zoologisches Museum der Alexander-Humboldt-Universität zu Berlin	45	—

RÉPUBLIQUE FÉDÉRALE D'ALLEMAGNE:

Institut für Jagdkunde der Universität Göttingen, Hannoversch-Münden	8	7
Total	139	217

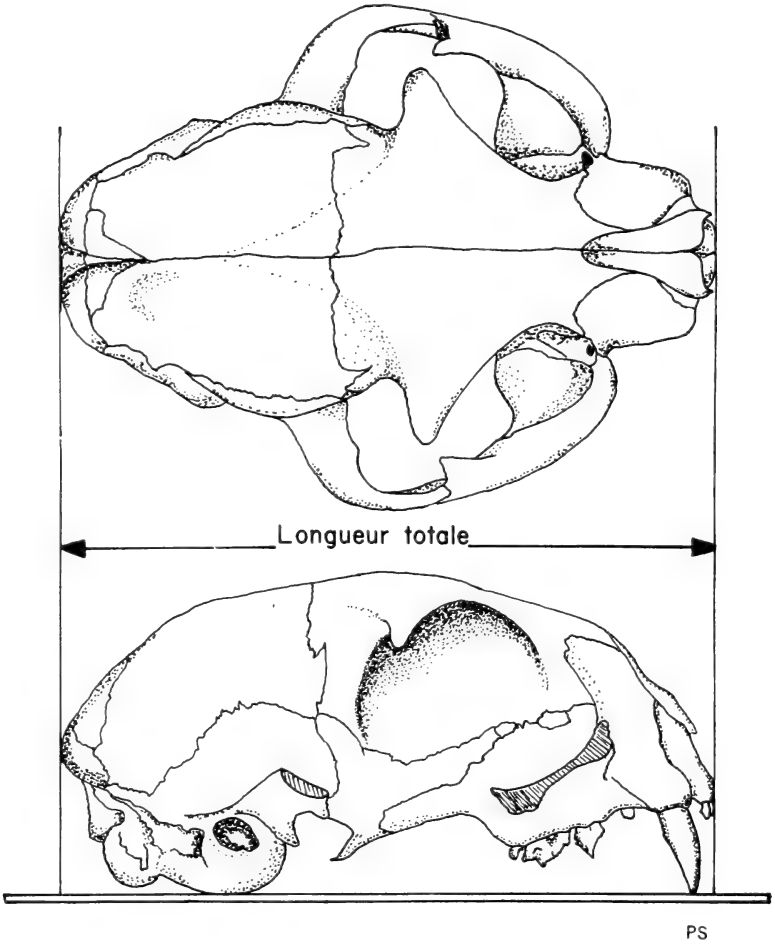


FIG. 1
Mesure de la longueur totale

Tous les spécimens portent leur dentition définitive complète. Les crânes des jeunes Chats, n'ayant pas encore atteint ce stade de développement, feront l'objet d'une publication ultérieure.

III. MÉTHODE

Mesure de la longueur totale:

Cette mesure est prise au moyen d'un pied à coulisse (à 0,5 mm. près) le crâne reposant sur les canines et les deux bulles tympaniques (Fig. 1).

Mesure de la capacité crânienne:

Après obturation de tous les orifices par où la grenaille pourrait s'écouler *(Foramina ovale, for. rotundum)*, le crâne est rempli de grains de plomb (diamètre 1 mm) jusqu'au bord du trou occipital. Au cours de l'opération, le crâne est secoué et la grenaille est tassée au moyen d'un poussoir, afin d'assurer un remplissage parfait de la cavité crânienne. Les plombs sont ensuite versés dans un verre gradué en cm^3. Les valeurs sont exprimées en cm^3 avec une précision de 0,25 cm^3.

Ayant effectué personnellement toutes les mensurations, j'ai réduit à un minimum le risque d'erreurs, toujours possible lors d'un travail de collaboration.

Indice crânien

Cette méthode ostéométrique repose sur un indice (indice crânien), que l'on obtient en divisant la valeur de la longueur totale du crâne par celle de la capacité crânienne:

$$\frac{\text{Longueur totale (LT)}}{\text{Capacité crânienne (CC)}} = \text{Indice crânien (I)}$$

Je précise que l'intérêt primordial de cette méthode est d'ordre pratique. Ce travail s'adresse aux zoologistes ayant à déterminer des crânes de *Felis* d'Europe occidentale et centrale.

IV. RÉSULTATS

Les 356 crânes portés sur le graphique (Fig. 2) constituent une fraction de l'important matériel étudié à ce jour, et qui fera l'objet d'une série de publications ultérieures.

Deux résultats se dégagent du graphique (Fig. 2):

1) Tous les crânes dont la capacité est supérieure à 35 cm^3, appartiennent à *F. silvestris*. Tous les crânes (dentition définitive complète), dont la capacité est inférieure à 32 cm^3 sont ceux de Chats domestiques.

2) L'indice crânien 2,75 constitue la démarcation idéale entre le Chat forestier d'Europe *F.S. silvestris* Schreber et le Chat domestique *F. catus* L. Les spécimens présentant un indice inférieur (I = < 2,75) sont des *F. s. silvestris*, ceux dont l'indice est supérieur (I = > 2,75) sont des Chats domestiques.

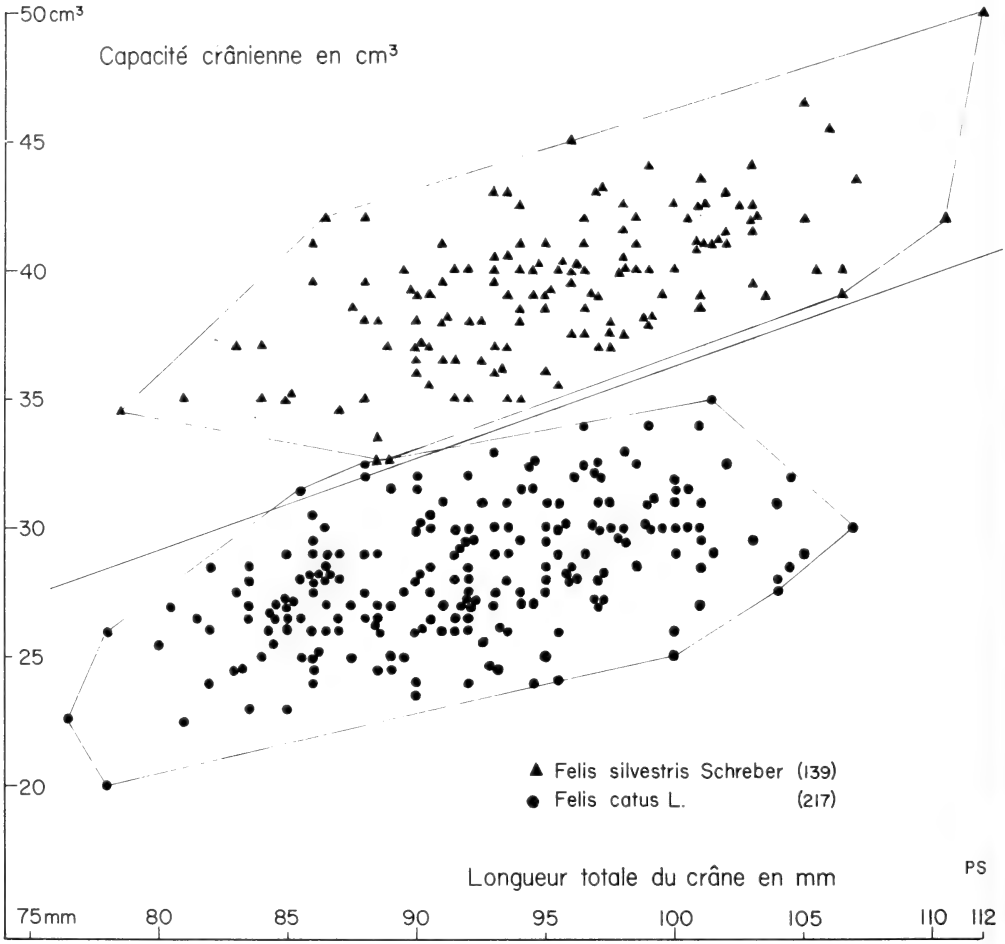


FIG. 2

Cet indice est précis dans plus de 99% des cas. Le graphique montre, en effet, que seuls 2 spécimens de *F. catus* (I = 2,71 et I = 2,70) empiètent au-delà de la ligne marquant l'indice 2,75. Un spécimen (I = 2,75) se trouve à cheval sur la ligne.

Il s'agit des 3 individus suivants provenant de la ville de Genève:

1) I = 2,75; N° PS 64-145 31-3-1964, ♀ ad., 3.000 g; Long. tête et corps 470 mm. Queue 260 mm, pied post. 120 mm. Poil demi-long, pattern du type « stripped tabby », gorge et pattes blanches; yeux jaunes.

2) I = 2,71; N° PS 64-27 4-2-1964, ♀ ad., 3.200 g; Long. tête et corps 460 mm; queue 260 mm; pied post. 116 mm; poil court, noir; yeux verts.

3) I = 2,70; N° PS 64-143 31-3-1964, ♀ ad., 4.200 g; Long. tête et corps 450 mm; queue 250 mm; pied post. 120 mm; poil court, pattern du type « blotched tabby », fauve et gris-bleu; pattes blanches; yeux jaunes.

La capacité crânienne accuse les variations suivantes:

F. silvestris :	32,5 à 50 cm³	Valeur moyenne 41,25 cm³
F. catus :	20 à 35 cm³	Valeur moyenne 27,50 cm³

On constate enfin la faible différence de taille existant entre les deux espèces, le Chat sauvage étant toutefois un peu plus grand que le Chat domestique.

Longueur totale du crâne: (individus portant la dentition définitive)

F. silvestris	78,5 mm. — 112 mm.
F. catus	76,5 mm. — 107 mm.

Résumé

L'auteur expose une méthode craniométrique nouvelle permettant d'identifier le Chat forestier d'Europe *F. s. silvestris* avec certitude. Cette étude porte sur 356 crânes. En divisant la valeur de la longueur totale par celle de la capacité crânienne, on obtient un indice crânien. Chez le Chat domestique *F. catus* cet indice est supérieur à 2,75, alors que celui de *F. silvestris* est inférieur à cette valeur. Cette méthode est applicable aux spécimens dont la dentition définitive a entièrement remplacé les dents lactéales. La capacité crânienne permet, à elle seule, de différencier les deux espèces, dans une certaine limite. Ainsi, tous les crânes dont la capacité excède 35 cm³ appartiennent à *F. silvestris*, en revanche, ceux dont la capacité est inférieure à 32 cm³ sont des crânes du Chat domestique. Pour les crânes dont la capacité se trouve entre ces deux valeurs, il est indispensable de calculer l'indice.

Zusammenfassung

Eine einwandfreie Unterscheidung von Wald-und Hauskatzenschädel bleibt immer fraglich, da keines der verschiedenen bekannten Merkmale eindeutig zu einer sicheren Bestimmung der einen oder der andern Art führen kann. Seit Jahren hat sich der Autor mit diesem Problem befasst und hat ein umfangreiches Material untersucht. Die Waldkatzenschädel *Felis s. silvestris* Schreber stammen aus West- und Mittel Europa (Frankreich, Deutschland, Rumänien, Ungarn, Yugoslawien und Schweiz). In dieser Arbeit wird eine neue craniometrische Methode zur Bestimmung der beiden Katzenarten beschrieben. Die hier berücksichtigten Schädel besitzen ein vollständiges Gebiss. Die Jungtiere, die noch Milchzähne besitzen werden in einer späteren Veröffentlichung ausgewertet werden. Vor allem soll diese praktische Methode den Zoologen in die Lage bringen jeden einzelnen Schädel, ohne Hilfe einer Vergleichsserie, bestimmen zu können. Deren Formel lautet wie folgt:

$$\frac{\text{Gesammtlänge des Schädels}}{\text{Schädelkapazität}} = \text{Index}$$

Liegt der Index-Wert unter 2,75, so handelt es sich um eine Waldkatze; liegt er aber höher, so ist es eine Hauskatze. Die Schädelkapazität allein erlaubt es, innert gewissen Grenzen, die Waldkatze von der Hauskatze unterscheiden zu können. Liegt die Schädelkapazität über 35 cm^3 so handelt es sich zweifellos um eine Waldkatze *F. s. silvestris;* liegt sie dagegen unter 32 cm^3 so gehört der Schädel einer Hauskatze. Bei Kapazitäten die zwischen 32 und 35 Kubikzentimeter liegen, muss der Index nach der oben erwähnten Formel berechnet werden.

Summary

A new craniometrical method permitting an accurate identification of the European Wildcat *F. s. silvestris* is described here. It is based on the difference existing in braincase capacity in wild and domestic cats. Only skulls with fully developped permanent teeth are considered. The formula reads as follows:

$$\frac{\text{Total length of skull}}{\text{Capacity of the braincase}} = \text{Index}$$

In *F. silvestris* the index reads lower than 2,75 whereas it reads higher than this figure in the domestic cat *F. catus*. The capacity of the braincase alone allows the identification of both species, between certain limits. A capacity over 35 cm^3 indicates a *F. silvestris*, a braincase capacity under 32 cm^3 indicates a domestic cat. In skulls which capacity of the braincase lies between 32 and 35 cm^3, only the calculation of the above index will permit an accurate identification.

BIBLIOGRAPHIE

BLACZEK, B. 1887. *Wiesel und Katze in alter Zeit*. Verhandl. naturf. Vereines in Brünn. 16: 125-191.

CONDÉ, B. et P. SCHAUENBERG. 1969. *Reproduction du Chat forestier d'Europe (Felis silvestris Schreber) en captivité*. Rev. suisse de Zool. 76: 183-210.

FROUIN, H. 1964. *Les Chats sauvages et domestiques en France. Essai d'ostéologie comparée*. Thèses de l'Ecole Vétérinaire d'Alfort. N° 62, 71 pp.

HALTENORTH, T. 1957. *Die Wildkatze*. Neue Brehm Bücherei. A Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt. 100 pp.

HEMMER, H. 1964. *Ueber einen jungen Wildkater (Felis silvestris) aus dem rheinhessischen-pfälzischen Grenzgebiet*. Z. Rhein. Naturf. Ges. Mainz, 3 (2): 21-27.

KLATT, B. 1912. *Ueber die Veränderung der Schädelkapazität in der Domestikation*. Sitz. Ber. Ges. naturf. Freunde, Berlin. 1912: 153-179.

RÖHRS, M. 1955. *Vergleichende Untersuchungen an Wild-und Hauskatzen*. Zool. Anz., Leipzig, 155: 53-69.

SUMINSKI, P. 1962. *Les caractères de la forme pure du Chat sauvage F. sylvestris* [*sic*] *Schreber*. Arch. des Sciences, Genève, 15: 277-296.

Tome 76, nº 19 — Juin 1969

Die Lebensweise der Erdkröte, *Bufo bufo (L.)*; Das Orientierungsproblem [1]

von

H. HEUSSER
Forch-Zürich

Mit 21 Abbildungen und 17 Tabellen

INHALT:

1. Beobachtungsgelände, Material und Methode 444
2. Fehlerquellen 451
3. Die Einzugsgebiete des Laichplätze 457
A. Wanderrichtung, ambulante und Gruppenmarkierungen auf Strassen . . 457
B. Gruppenmarkierungen an Laichplätzen 459
4. Laichplatz—Finden nach Verfrachtungen 460
A. Verfrachtungen von Strassen aus 460
B. Verfrachtungen aus Laichplätzen 463
5. Versuche mit Ortsfremden 465
6. Mehrjährige Laichplatz-Treue 469
7. Nachweis spezifischer Sommerquartier-Räume 472
8. Die Anfangsorientierung 479
A. Anfangsorientierung verfrachteter Gruppen 479
B. Versuche mit offener Arena 482
C. Versuche mit gedeckter Arena 485

[1] Verfasst mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds. Dank: Meinen Kollegen R. E. Honegger, C. R. Schmidt und H. U. Schlumpf danke ich für ihre Mitarbeit im Freien, den Herren Prof. Dr. K. Akert und Dr. Scollo (Institut für Hirnforschung der Universität Zürich) sowie Herrn Prof. Dr. V. C. Twitty † (Stanford University) für Beratung bei den Versuchen zur Ausschaltung des Geruchssinnes, Herrn Prof. Dr. H. Fischer (ETH) und Frl. R. Voellmy (Institut für Angewandte Psychologie, Zürich) für die statistische Auswertung dieser Versuche, der Landwirtschafts- und Forstkommission Thalwil-Oberrieden und den Polizeikommissionen Thalwil, Oberrieden, Rüschlikon und Horgen für Ausnahme-Bewilligungen zum Befahren der Waldstrassen.

9. Hypothesen und Diskussion 488
A. Direkte Laichplatz—Wahrnehmung 488
B. Bekannter Weg 499
C. Bekannte Richtung 505
D. Funktionelle Analoga zu den diskutierten Orientierungsweisen 507
10. Zusammenfassung, Summary, Résumé 509
11. Literatur 511

1. BEOBACHTUNGSGELÄNDE, MATERIAL UND METHODE

Die vorliegenden Versuche über die Orientierung der Erdkröte, *Bufo bufo bufo* führte ich hauptsächlich in den Jahren 1962 — 66 im Gattikerweiher — Waldweihergebiet bei Thalwil, 12 km südlich von Zürich, Schweiz, durch (Abb. 1). Zahlen beziehen sich auf Laichplätze (1 — 4) und auf Strassenstücke, Buchstaben auf andere im Text erwähnte Orte.

1962-66 wurden im Rahmen der Versuche mit den Thalwiler-Populationen 16211 Fänge von 12899 meist markierten Kröten protokolliert. Als Einzelfang zählt jedes erstmalige oder erneute Erfassen einer Kröte, bei dem Ort, Zeit, Geschlecht und mindestens eine zusätzliche Information (z.B. Markierung) notiert wurde, ausgenommen in derselben Nacht oder am gleichen Tag mehrmals gefangene Kröten, die als ein Fang gelten. Die früheren Versuche im Thalwilergebiet (Heusser, 1958 a,b) sowie im Churer Rheintal (Heusser, 1960) habe ich erneut gesichtet und z.T. deren Ergebnisse ergänzt, so dass hier sämtliche 1955-66 durchgeführten Versuche (19989 Fänge von 16089 Individuen) ausgewertet sind.

Abkürzungen: LZ = Laichzeit, LP = Laichplatz, GW = Gattikerweiher, WW = Waldweiher, WF = Wiederfang.

Die *Markierung* der Kröten erfolgte je nach Bedarf mit Zehenamputationen, Meerschweinchenohrmarken, Taubenringen oder Farbtupfen entweder „ambulant": jede auf einem Strassenstück gefundene Kröte wird markiert und am Fangort wieder ausgesetzt oder „in Gruppen": die Kröten eines Strassenabschnittes oder LP werden zusammen in der Mitte des Strassenstückes resp. im gleichen LP wieder ausgesetzt oder verfrachtet; „individuell": jede Kröte erhält eine individuelle Marke oder „kollektiv": alle unter gleichen Bedingungen stehenden Kröten erhalten die gleiche Marke.

Im Zusammenhang mit den Untersuchungen an Thalwiler-Kröten wurden in den LZ 1955, 1956 und 1962-66 insgesamt 9584 Kröten zu 259 Gruppen zusammengefasst, wovon 100 am Fangort wieder ausgesetzt und 159 verfrachtet wurden. Dieses Versuchsmaterial und die WF daraus an den LP sind in Tab. 1 zusammengestellt. Serien von Gruppen innerhalb eines Jahres, die unter sonst gleichen Bedingungen zeitlich gestaffelt ausgesetzt wurden, sind als Versuche a- zu einer Nummer zusammengefasst. Die einzelnen Gruppen enthalten 4 bis 484, durch-

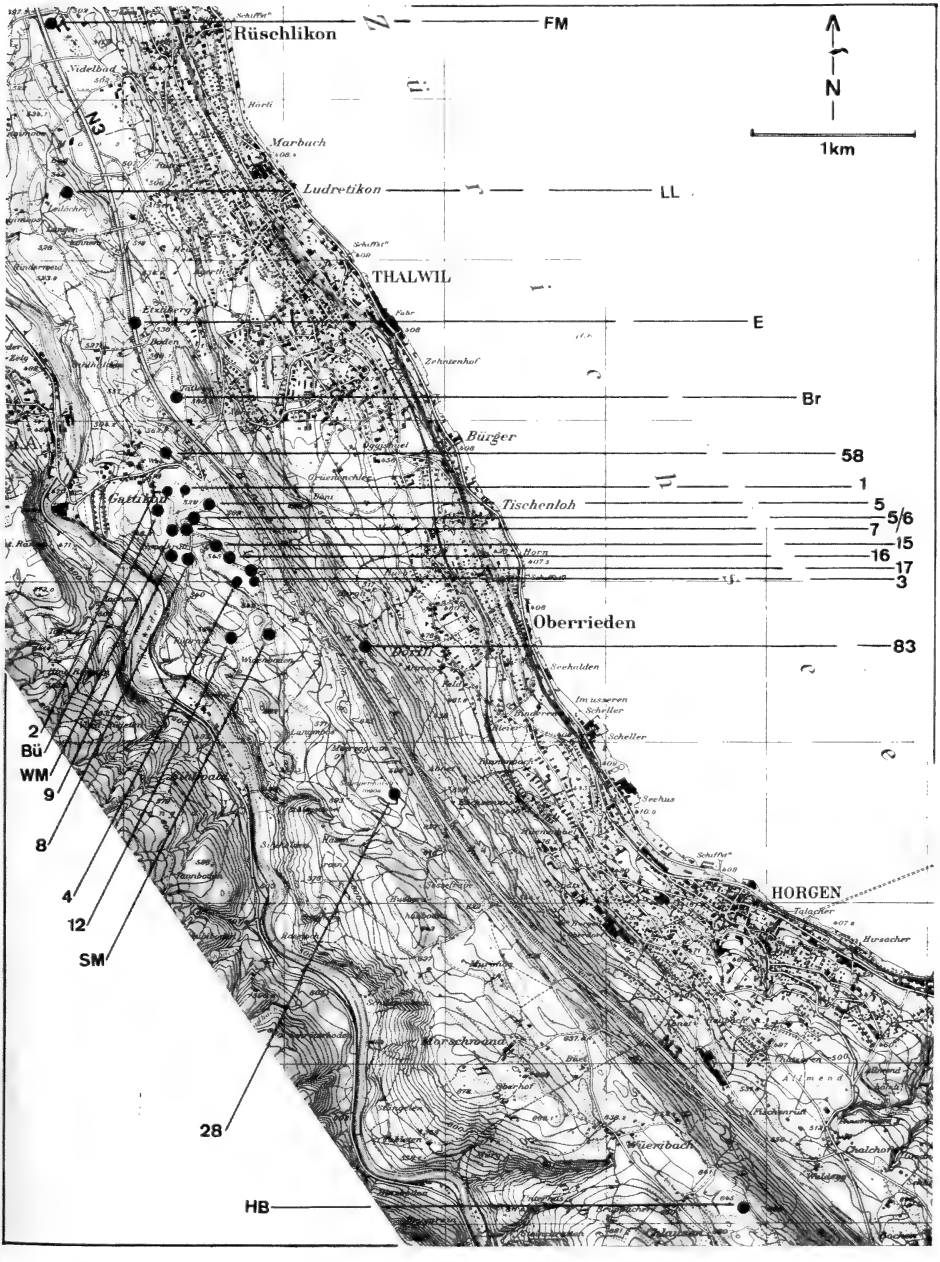


Abb. 1.

Beobachtungsgelände bei Thalwil (Ausschnitt aus der Landeskarte der Schweiz 1: 25000, Nachtrag 1966, Blatt 1111 "Albis". Reproduziert mit Bewilligung der Eidg. Landestopographie vom 29.12.1966.) Punkte: 1—4 = LP, übrige Zahlen und Buchstaben = Aussetzungsorte. N3 = Nationalstrasse 3 (erst nach Abschluss der Versuche in Betrieb).

schnittlich 37, am häufigsten 20 Kröten. In der gleichen LZ, in der die Aussetzung erfolgte, wurden 759 Individuen einmal oder mehrfach in einem der LP (1 — 4) wiedergefangen, am meisten in 1, nämlich 603 Kröten.

Tabelle 1

Markierte Gruppen und Wiederfänge daraus an den Laichplätzen 1—4 in der gleichen Laichzeit, da die Markierung erfolgte. Nr. = Versuchsnummer, n = Anzahl Markierte, FO = Fangort, AO = Aussetzungsort, FD = Fangdatum, AD = Aussetzungsdatum, R = Retardation in Tagen, E = Eingriffe: 1, resp. 2 Vas = 1, resp. beide Nasenhöhlen mit Vaseline verstopft, 1, resp. 2 Olf = 1, resp. beide Nervi olfactorii durchtrennt, EWK = Eiswasserkontrolle; R = Retardationsversuch: TR = Trockenretardation, WR = Wasserretardation, KTR = kalte Trockenretardation, KWR = kalte Wasserretardation, A = Abwandernde, AR = abwandernd Retardierte; OF = Ortsfremde, Jun = Junioren (bis 60 mm messende ♂♂), Sen = Senioren (70 mm und mehr messende ♂♂); WF = Wiederfang. WF in den LP 1—4: 0 = kein WF, leer = keine Kontrolle nach dem Aussetzungstag (vgl. Tab. 9). Ortsbezeichnungen nach Abb. 1 und Text.

	Nr.	n	FO	AO	FD	AD	R	E	WF in: 1	2	3	4	Abb.
1955													
	1	150	1	SM	2.4.	4.4.	2	—	0	0	1	1	7
	2	150	1	WM	2.4.	4.4.	2	—	6	1	0	0	7
	3	150	4	WM	6.4.	6.4.	0	—	0	1	1	3	8
	4 a	117	3	SM	7.4.	7.4.	0	—	0	0	7	2	8
	4 b	33	4	SM	7.4.	7.4.	0	—	0	0	0	1	8
1956													
	5 a	25	1	4	28.3.	28.3.	0	—	3	0			7
	5 b	45	1	4	29.3.	29.3.	0	—	1	0			7
	5 c	68	1	4	30.3.	30.3.	0	—	1	0			7
	5 d	62	1	4	31.3.	31.3.	0	—	0	0			7
	5 e	25	1	4	1.4.	1.4.	0	—	0	0			7
	5 f	75	1	4	2.4.	2.4.	0	—	0	0			7
	5 g	54	1	3	2.4.	2.4.	0	—	0	0			7
	5 h	46	1	3	3.4.	3.4.	0	—	0	0			7
	6 a	20	2	4	30.3.	30.3.	0	—	0	1			7
	6 b	80	2	4	31.3.	31.3.	0	—	0	1			7
	6 c	65	2	3	3.4.	3.4.	0	—	0	0			7
	6 d	35	2	3	4.4.	4.4.	0	—	0	0			7
	7 a	12	5	Bü	27.3.	27.3.	0	—	3	1			4
	7 b	12	5	Bü	28.3.	28.3.	0	—	0	1			4
	7 c	25	5	Bü	29.3.	29.3.	0	—	2	3			4
	7 d	12	5	Bü	30.3.	30.3.	0	—	0	2			4
	8 a	8	5/6	5/6	27.3.	27.3.	0	—	2	0			3
	8 b	14	5/6	5/6	28.3.	28.3.	0	—	6	0			3
	8 c	5	5/6	5/6	29.3.	29.3.	0	—	1	0			3
	8 d	11	5/6	5/6	30.3.	30.3.	0	—	4	1			3
	9 a	10	1	1	27.3.	27.3.	0	—	8	0			
	9 b	6	1	1	29.3.	29.3.	0	—	2	0			
	10 a	6	2	2	27.3.	27.3.	0	—	0	3			
	10 b	12	2	2	28.3.	28.3.	0	—	0	3			
1962													
	11 a	59	5	5	29.3.	29.3.	0	—	28	0		0	3, 12
	11 b	25	5	5	16.4.	16.4.	0	—	2	0		0	3

Nr.	n	FO	AO	FD	AD	R	E	WF in: 1	2	3	4	Abb.
12	55	5	5	30.3.	30.3.	0	2 Vas	19	0		0	3, 12
13	60	5	Bü	30.3.	30.3.	0	—	17	0		0	4, 12
14	52	5	Bü	30.3.	30.3.	0	2 Vas	9	0		0	4, 12
15	50	1	WM	7.4.	8.4.	1	—	6	0		0	7, 12
16 a	76	1	WM	2.4.	2.4.	0	2 Vas	4	0		0	7, 12
16 b	24	1	WM	7.4.	8.4.	1	2 Vas	4	0		0	7
17 a	50	1	15	4.4.	4.4.	0	—	5	0		0	7, 12
17 b	25	1	15	8.4.	8.4.	0	—	1	0		0	7
17 c	70	1	15	10.4.	10.4.	0	—	2				7, 12
17 d	69	1	15	19.4.	19.4.	0	—					7, 12
18 a	77	1	15	3.4.	3.4.	0	2 Vas	6	0		0	7, 12
18 b	104	1	15	4.4.	4.4.	0	2 Vas	6	0		0	7
19	19	5	15	3.4.	3.4.	0	2 Vas	1	0		0	4
20 a	10	1	5	4.4.	4.4.	0	—	6	0		0	7
20 b	11	1	5	8.4.	8.4.	0	—	4	0		0	7
20 c	23	1	5	10.4.	10.4.	0	—	2				7
20 d	25	1	5	11.4.	11.4.	0	—	3				7
20 e	25	1	5	12.4.	12.4.	0	—	3				7
20 f	25	1	5	16.4.	16.4.	0	—	1				7
20 g	25	1	5	17.4.	17.4.	0	—	2				7
21	25	5	4	31.3.	1.4.	1	—	0	0		1	
22	19	1	4	1.4.	1.4.	0	—	1	0		0	7
23 a	30	1	2	8.4.	8.4.	0	—	5	0		0	7, 12
23 b	15	1	2	10.4.	10.4.	0	—	2				7
24	30	1	2	8.4.	8.4.	0	2 Vas	5	0		0	7, 12
25 a	46	1	58	8.4.	8.4.	0	—	0	0		0	7
25 b	20	1	58	11.4.	11.4.	0	—	0				7
26 a	111	1	LL	12.4.	12.4.	0	—	0				10
26 b	151	1	LL	19.4.	19.4.	0	—					10
27	12	17	7	29.3.	29.3.	0	—	1	0		0	6
28	21	17	1	3.4.	3.4.	0	—	16	0		0	
29	484	1	F	29.3.	–16.4.	0–2	—					
30	44	1	K	13.4.–	19.4.	0	—					
31	94	1	ZZ	11.4.	13.4.	2	—					
32	10	1	Oe	14.4.–	18.4.	0	—					
1963												
33 a	20	1	1	12.4.	12.4.	0	—	5	0	0		13
33 b	30	1	1	13.4.	13.4.	0	—	6	0	0		13
33 c	167	1	1	13.4.–	16.4.	0	—	8	1	0		12, 13
34 a	20	5	5	26.3.	26.3.	0	—	10	0	0		3, 13, 17
34 b	20	5	5	27.3.	27.3.	0	—	5	1	0		3, 13
34 c	20	5	5	29.3.	29.3.	0	—	5	1	0		3, 13
34 d	20	5	5	4.4.	4.4.	0	—	3	0	0		3, 13
34 e	20	5	5	5.4.	5.4.	0	—	7	1	0		3, 13
34 f	20	5	5	7.4.	7.4.	0	—	8	0	0		3, 13
34 g	20	5	5	8.4.	8.4.	0	EWK	4	0	0		3, 13
34 h	20	5	5	8.4.	9.4.	1	—	6	0	0		3, 13
34 i	20	5	5	11.4.	11.4.	0	—	3	0	0		3, 13
34 k	20	5	5	12.4.	12.4.	0	—	5	0	1		3, 13
34 l	10	5	5	13.4.	13.4.	0	—	2	0	0		3, 13
34 m	7	5	5	14.4.	14.4.	0	—	1	0	0		3, 13
35 a	20	5	5	29.3.	29.3.	0	2 Vas	3	0	0		3, 13
35 b	20	5	5	4.4.	4.4.	0	2 Vas	5	0	0		3, 13
35 c	20	5	5	8.4.	9.4.	1	2 Vas	2	0	0		3, 13
36 a	20	5	5	29.3.	29.3.	0	1 Vas	10	0	0		3, 13
36 b	20	5	5	7.4.	7.4.	0	1 Vas	6	0	0		3, 13
36 c	20	5	5	8.4.	9.4.	1	1 Vas	2	0	0		3, 13
37 a	20	5	5	27.3.	27.3.	0	2 Olf	7	0	0		3, 13

Nr.	n	FO	AO	FD	AD	R	E	WF in: 1	2	3	4	Abb.
37 b	20	5	5	7.4.	7.4.	0	2 Olf	7	0	0		3, 13
37 c	20	5	5	8.4.	9.4.	1	2 Olf	7	0	0		3, 13, 17
38 a	20	5	5	27.3.	27.3.	0	1 Olf	7	0	0		3, 13
38 b	20	5	5	7.4.	7.4.	0	1 Olf	2	0	0		3, 13
38 c	20	5	5	8.4.	9.4.	1	1 Olf	6	0	0		3, 13
39 a	20	5	Bü	4.4.	4.4.	0	—	1	3	0		4, 13
39 b	20	5	Bü	5.4.	5.4.	0	—	0	5	0		4, 13
39 c	20	5	Bü	6.4.	6.4.	0	—	2	1	0		4, 13
39 d	20	5	Bü	8.4.	8.4.	0	—	0	3	0		4, 13
39 e	20	5	Bü	8.4.	9.4.	1	—	0	0	0		4, 13
40 a	20	5	Bü	4.4.	4.4.	0	2 Vas	0	1	0		4, 13
40 b	20	5	Bü	8.4.	8.4.	0	2 Vas	1	0	0		4, 13
40 c	20	5	Bü	8.4.	9.4.	1	2 Vas	0	1	0		4, 13
41 a	20	5	Bü	4.4.	4.4.	0	1 Vas	1	2	0		4, 13
41 b	20	5	Bü	8.4.	8.4.	0	1 Vas	1	3	0		4, 13
41 c	20	5	Bü	8.4.	9.4.	1	1 Vas	1	1	0		4, 13
42 a	20	5	Bü	5.4.	5.4.	0	2 Olf	0	1	0		4, 13
42 b	20	5	Bü	6.4.	6.4.	0	2 Olf	0	4	0		4, 13
42 c	20	5	Bü	8.4.	9.4.	1	2 Olf	1	2	0		4, 13
43 a	20	5	Bü	5.4.	5.4.	0	1 Olf	2	3	0		4, 13
43 b	20	5	Bü	6.4.	6.4.	0	1 Olf	1	3	0		4, 13
43 c	20	5	Bü	8.4.	9.4.	1	1 Olf	0	0	1		4, 13
44	40	5	58	9.4.	9.4.	0	—	1	2	0		4, 13
45	51	5	7	10.4.	10.4.	0	—					4
46	20	5	8	7.4.	7.4.	0	—	1	2	0		4, 13
47	60	5	58	9.4.	9.4.	0	—					4
48	20	8	5	26.3.	26.3.	0	—	6	1	0		5
49	20	8	5	27.3.	27.3.	0	2 Olf	5	0	0		5
50	16	8	5	27.3.	27.3.	0	EWK	3	1	0		5
51	20	8	58	4.4.	4.4.	0	—	1	0	0		5
52	11	8	Bü	6.4.	6.4.	0	—	0	0	0		5
53	18	8	8	7.4.	7.4.	0	—	0	1	0		3
54	13	8	Br	5.4.	5.4.	0	—					5
55	40	5	9	6.4.	6.4.	0	—					4
56	40	17	5	12.4.	12.4.	0	—	3	0	1		6, 13
57	30	17	2	12.4.	12.4.	0	—	2	10	0		6, 13
58	20	17	Br	15.4.	15.4.	0	—	0	0	0		
59	20	17	8	15.4.	15.4.	0	—	0	0	0		6, 13
60	30	17	58	13.4.	13.4.	0	—	0	0	0		13
61	23	17	7	14.4.	14.4.	0	—	0	0	0		6, 13
62	30	1	2	12.4.	12.4.	0	—	3	4	0		7, 13
63 a	20	1	5	12.4.	12.4.	0	—	2	0	0		7, 13
63 b	40	1	5	13.4.	13.4.	0	—	0	0	0		7, 13
63 c	20	1	5	14.4.	14.4.	0	—	0	0	0		7, 13
63 d	20	1	5	16.4.	16.4.	0	—	0	0	0		7, 13
63 e	20	1	5	17.4.	17.4.	0	—	0	0	0		7, 13
64	20	1	1/2	13.4.	13.4.	0	—	1	0	0		7, 13
65	40	1	3	15.4.	15.4.	0	—	0	0	6		7, 13
66	40	2	Bü	14.4.	14.4.	0	—	0	2	0		7, 14
67	20	2	1	14.4.	14.4.	0	—	0	0	0		14
68	40	2	3	15.4.	15.4.	0	—	0	0	6		7, 14
69	56	2	FM	16.4.	16.4.	0	—					10
70 a	40	2	2	14.4.	14.4.	0	—	0	8	0		14
70 b	106	2	2	14.4.–	16.4.	0	—	0	14	0		14
71	114	3	1	16.4.	16.4.	0	—	0	0	0		8, 12, 13
72	10	2	5	16.4.	16.4.	0	—	0	0	0		
73 a	50	5	5	10.4.	30.4.	20	TR	0				
73 b	50	5	5	10.4.	8.5.	28	TR	0				
74	57	M	5	13.4.	13.4.	0	OF	1	0	0		11

	Nr.	n	FO	AO	FD	AD	R	E	WF in: 1	2	3	4	Abb.
	75	40	A	5	24.4.	25.4.	1	OF	0				11
	76	30	A	5	24.4.	25.4.	1	OF/2 Olf	0				11
	77	70	5	F	29.3.–	12.4.	0–4	—					
1964													
	78 a	28	1	1	31.3.	31.3.	0	—	19	0	0		13
	78 b	25	1	1	1.4.	1.4.	0	—	8	0	0		13
	78 c	27	1	1	2.4.	2.4.	0	—	10	0	0		13
	78 d	26	1	1	4.4.	4.4.	0	—	9	0	0		13
	78 e	294	1	1	8.4.–	13.4.	0	—	29	0	0		12, 13
	79 a	9	5	5	22.3.	22.3.	0	—	4	0	0		3, 13
	79 b	20	5	5	24.3.	24.3.	0	—	5	0	0		3, 13
	79 c	50	5	5	25.3.	25.3.	0	—	19	0	0		3, 13
	79 d	11	5	5	26.3.	26.3.	0	—	0	0	0		3, 13
	79 e	20	5	5	30.3.	30.3.	0	—	5	0	0		3, 13
	79 f	20	5	5	31.3.	31.3.	0	—	6	0	0		3, 13
	79 g	24	5	5	1.4.	1.4.	0	—	5	0	0		3, 13
	79 h	16	5	5	2.4.	2.4.	0	—	1	0	0		3, 13
	79 i	20	5	5	3.3.	3.4.	0	—	2	0	0		3, 13
	79 k	20	5	5	4.4.	4.4.	0	—	2	0	0		3, 13
	79 l	20	5	5	9.4.	9.4.	0	—	8	0	0		3, 13
	80	19	5	5	24.3.	24.3.	0	WF	9	0	0		3, 13
	81 a	16	5	5	10.4.	13.4.	3	TR	0				
	81 b	26	5	5	5.4.	20.4.	15	TR	0				
	81 c	45	5	5	25.3.	3.4.	9	TR	0	0	0		
	82	46	5	5	25.3.	3.4.	9	WR	0	0	0		
	83	71	5	5	2.4.	14.4.	12	KTR	1				
	84	57	5	5	4.4.	16.4.	12	KWR	0				
	85 a	12	17	17	25.3.	25.3.	0	—	0	0	0		3, 13
	85 b	9	17	17	30.3.	30.3.	0	—	0	0	1		3, 13
	85 c	9	17	17	1.4.	1.4.	0	—	0	0	1		3, 13
	85 d	9	17	17	2.4.	2.4.	0	—	1	0	0		3, 13
	85 e	51	17	17	3.4.	3.4.	0	—	1	0	3		3, 13
	86 a	4	8	8	24.3.	24.3.	0	—	0	0	0		3
	86 b	9	8	8	25.3.	25.3.	0	—	1	0	0		3
	86 c	6	8	8	1.4.	1.4.	0	—	2	0	0		3
	87	26	8	Br	1.4.	1.4.	0	—	1	0	0		5
	88	79	5	E	25.3.	25.3.	0	—	0	0	0		10
	89	31	8	E	25.3.	25.3.	0	—	0	0	0		10
	90	17	5	5	12.4.	13.4.	1	A	0				
	91	17	5	5	14.4.	20.4.	6	AR	0				
	92 a	20	1	5	3.4.	3.4.	0	—	3	0	0		7, 13
	92 b	20	1	5	4.4.	4.4.	0	—	2	0	0		7, 13
	92 c	20	1	5	8.4.	8.4.	0	—	7	0	0		7, 13
	92 d	20	1	5	9.4.	9.4.	0	—	0	0	0		7, 13
	92 e	21	1	5	10.4.	10.4.	0	—	0	0	0		7, 13
	92 f	8	1	5	11.4.	11.4.	0	—	0	0	0		7, 13
	92 g	47	1	5	12.4.	12.4.	0	—	0	0	0		7, 13
	93 a	93	1	HB	11.4.	11.4.	0	—	0	0	0		
	93 b	175	1	HB	12.4.	12.4.	0	—	0	0	0		
	94	42	2	2	13.4.	13.4.	0	—					
	95 a	15	3	3	13.4.	13.4.	0	—					13
	95 b	41	3	3	13.4.	13.4.	0	—					12, 13
	96 a	40	5	F	24.3.	25.3.	1	—					
	96 b	11	1	F	4.4.	5.4.	1	—					
	97	52	Zi	5	15.4.	16.4.	1	OF	0				11
1965													
	98 a	47	1	1	2.4.	2.4.	0	—	4		0	0	12, 13
	98 b	45	1	1	2.4.	3.4.	1	—	0		0	0	12, 13

Nr.	n	FO	AO	FD	AD	R	E	WF in: 1	2	3	4	Abb.
98 c	48	1	1	2.4.	4.4.	2	—	3		0	0	12, 13
98 d	36	1	1	5.4.	5.4.	0	—					12, 13
99 a	25	5	5	21.3.	22.3.	1	—	6		0	0	3, 13
99 b	25	5	5	22.3.	23.3.	1	—	6		0	0	3, 13
99 c	18	5	5	23.3.	24.3.	1	—	6		0	0	3, 13
99 d	11	5	5	24.3.	25.3.	1	—	3		0	0	3, 13
99 e	19	5	5	27.3.	27.3.	0	—	8		0	0	3, 13
99 f	19	5	5	28.3.	29.3.	1	—	3		0	0	3, 13
99 g	21	5	5	29.3.	30.3.	1	—	3				3, 13
100	29	5	17	21.3.–	31.3.	0–1	Jun	0		5	0	4
101	18	5	17	21.3.–	30.3.	0–1	Sen	4		0	0	4
102 a	27	5	E	22.3.	23.3.	1	—	1		0	0	10
102 b	24	5	E	27.3.	27.3.	0	—	0		0	0	10
102 c	17	5	E	28.3.	29.3.	1	—	0		0	0	10
102 d	18	5	E	29.3.	30.3.	1	—	0		0	0	10
103	17	16	5/6	27.3.	27.3.	0	—	0		0	0	5
104 a	54	16	16	31.3.	1.4.	1	—	0		0	0	3, 13
104 b	17	16	16	1.4.	2.4.	1	—	0		1	0	3, 13
105	50	17	17	3.4.	3.4.	0	—	0		4	0	3, 13
106 a	9	17	5/6	28.3.	28.3.	0	—	0		1	0	6, 13
106 b	68	17	5/6	30.3.	31.3.	1	—	0		0	0	6, 13
106 c	39	17	5/6	31.3.	1.4.	1	—	0		3	0	6, 13
106 d	59	17	5/6	1.4.	2.4.	1	—	0		1	0	6, 13
106 e	13	17	5/6	2.4.	3.4.	1	—	1		0	0	6, 13
106 f	30	17	5/6	3.4.	3.4.	0	—	0		0	0	6, 13
107	5	8	17	27.3.	27.3.	0	—	0		0	0	5
108	10	14	5/6	30.3.	31.3.	1	—	0		0	0	5
109 a	10	1	5	31.3.	1.4.	1	—	0		0	0	7, 13
109 b	20	1	5	2.4.	3.4.	1	—	0		0	0	7, 13
109 c	18	1	5	3.4.	4.4.	1	—	0		0	0	7, 13
110	100	1	28	3.4.–	6.4.	1	—	0		0	0	9
111	30	1	12	5.4.	6.4.	1	—	0		0	0	
112	16	1	3	2.4.	–6.4.	1	Jun	0		0	0	7, 13
113 a	60	3	12	3.4.	3.4.	0	—	0		0	0	9
113 b	147	3	12	5.4.	5.4.	0	—					9
114 a	26	3	3	3.4.	3.4.	0	—	0		3	0	13
114 b	31	3	3	5.4.	6.4.	1	—					13
115	52	4	4	5.4.	7.4.	2	—					
116	79	1	ZH	2.4.	–4.4.	1–2	—					
1966												
117	24	5	17	27.2.	–3.4.	1–2	Jun	0	0	1	0	4
118	6	5	17	27.2.–	11.3.	1–2	Sen	0	0	0	0	4
119 a	19	5	5	27.2.	–2.3.	1–2	—	3	0	0	0	3
119 b	13	5	5	27.2.	–3.4.	1–2	—	1	0	0	0	3
120	13	5	20	27.2.	–2.3.	1–2	—	0	0	0	0	
121	22	5	12	27.2.	–2.3.	1–2	—	0	0	0	0	
122	16	5	20	27.2.	–2.3.	1–2	—	1	0	0	0	4
123	52	5	30	2.4.	3.4.	1	—	0	0	0	0	
124	26	8	8	28.2.	2.3.	2	—	0	0	0	0	3
125	61	16	1/58	4.4.	–7.4.	0–1	—	0	0	0	0	5
126 a	44	1	1/58	4.4.	5.4.	1	—	0	0	0	0	7
126 b	11	1	1/58	5.4.	6.4.	1	—		0	0	0	7
126 c	11	1	1/58	6.4.	7.4.	1	—					7
127	20	3	3	6.4.	7.4.	1	—					
128	100	ZR	1	7.3.	8.3.	1	OF	2	0	0	0	
129	24	5	F	2.4.	–4.4.	1–2	—					
130	58	1	F	4.4.	–5.4.	0–1	—					

2. FEHLERQUELLEN

Eigentümlichkeiten im Verhalten der Kröten können bei einer gegebenen Methode als Artefakte im Ergebnis erscheinen und dieses verfälschen. Ihre Kenntnis ist zugleich ein Beitrag zur Ethologie und Oekologie der Erdkröte. Andere Fehlerquellen werden durch die Methoden selbst gesetzt.

1. Wie in HEUSSER (1968a) ausführlich belegt wird, machen die Kröten am LP zur Zeit der ersten Laichablage eine *Umstimmung* durch, in deren Verlauf auch bei den ♂♂ die Bereitschaft, einen bestimmten LP aufzusuchen, erlischt. Verfrachtungen mit umgestimmten Kröten geben deshalb innerhalb der gleichen LZ keine Antwort auf die Frage nach der Orientierung zum LP wandernder Kröten. (Tab. 2).

TABELLE 2

Einfluss der Umstimmung auf die WF-Rate am LP 1 von auf 5 ausgesetzten 1er Kröten im Vergleich zur WF-Rate in 1 von noch nicht umgestimmten, über 5 anwandernd markierten (ebenfalls zu 1 gehörenden) Kröten. Jahre 1962-66; als Zeitpunkt der Trennung in vor und nach der Umstimmung ausgesetzte Gruppen gilt die erste Laichablage bei 1.

	Verfrachtungen von 1 zu 5 (22 Gruppen)			Ueber 5 Anwandernde (48 Gruppen)		
	n Mark.	n WF	% WF	n Mark.	n WF	% WF
vor der Umstimmung ausgesetzt	111	24	21,6	953	264	27,7
nach der Umstimmung	357	11	3,1	62	13	21,0

2. Mit fortschreitender LZ sinkt die WF-Wahrscheinlichkeit der Kröten am LP, weil sie in immer weniger Fanggruppen erscheinen können. Spät markierte Kröten haben deshalb die tiefere WF-Rate als früh markierte unter sonst gleichen Umständen. (Tab. 3).

TABELLE 3

WF-Raten und Anzahl Fangtage am LP 1. Material: 1er Kröten, die in 1 oder auf 5—8, nicht weiter als 500 m von 1 entfernt, ausgesetzt wurden. Die Anzahl Fangtage beginnt 1 Tag nach der Aussetzung.

	n Markierte	n WF in 1	% WF in 1
11–15 Fangtage	1340	243	18,1
6–10 »	1156	171	14,8
1– 5 »	1355	119	8,8

3. *Gefangenhaltung (Retardation)* zwischen Fang und Aussetzung stimmt die Kröten ebenso um wie der Aufenthalt am LP und senkt die WF-Rate am LP (Tab. 4).

TABELLE 4

WF-Rate und Retardation. Material: WF in 1 von auf 5 anwandernd gefangenen und vor der Wiederaussetzung auf 5 0—28 Tage lang retardierten, zu 1 gehörenden Kröten.

Tage Retardation:	0	1	2	3	9	12	15	20	28
n Markierte:	549	139	32	16	91	128	26	50	50
n WF in 1:	157	33	4	0	0	1	0	0	0
% WF in 1:	28,6	23,7	12,5	0	0	0,8	0	0	0

Die Kröten wurden deshalb wenn möglich noch am Fangtag wieder ausgesetzt. Auf Tab. 1 bedeutet „Retardation: 0" bei auf Strassen gefangenen Kröten, dass die (ausschliesslich nachts wandernden) Tiere abends zwischen 1930 h und 2230 h gefangen, zwischen 22 h und 04 h markiert und zwischen 2230 h und 0430 h der gleichen Nacht wieder ausgesetzt wurden. Die aus den LP stammenden Kröten fingen wir nachmittags und setzten sie am gleichen Abend wieder aus. 1 — 2 Tage lang retardierte Gruppen wurden in kühlen Kellerräumen bei gedämpftem natürlichem Tageslicht-Rhythmus in leicht angefeuchteter Erde gehalten. Zwar sind auch relativ spät anwandernde Kröten noch gleich wanderfreudig wie früh anwandernde (HEUSSER, 1968a), hält man aber wandernde Kröten bei 10—15°C auf dem Trockenen (Versuche 73a, b, im Freien oder im Keller: 81 a—c) oder im Wasser im Keller (Versuch 82) mehrere Tage lang zurück, suchen sie den LP nicht mehr auf. Die Wanderstimmung erlischt auch, wenn man mit Temperaturen um 0°C im Kühlraum mit in Erde (Versuch 83) oder in Wasser (Versuch 84) dunkel gehaltenen Kröten verlängerte Winterbedingungen, die die Wanderung unterbrechen, zu simulieren versucht. Wegen dieser Versuche wurde die LP-Kontrolle in 1 nach den LZ 1963 und 1964 bis in den Mai fortgesetzt. Solche verspätet wieder auf 5 freigelassene Kröten ziehen direkt in die Sommerquartiere. Dass von diesen Kröten im folgenden Sommer 10 WF in den für 1er und 5er Kröten typischen Sommerquartierräumen und in den folgenden LZ 3 WF wiederum auf 5 und in 1 gefunden wurden, spricht dafür, dass die Retardation die Antriebsseite, nicht die Orientierungskomponente trifft. Auch das Paarungsverhalten der ♂♂ und die Ovulationsbereitschaft der ♀♀ erlischt bei Retardation ca. 3 Wochen nach dem Fang, was auf eine endogene zeitliche Begrenzung der Disposition für diese Aktivitäten hinweist.

4. Liegen bei einer Verfrachtung 2 LP in der gleichen Linie, können WF in dem der Aussetzungsstelle näher gelegenen LP evtl. eine Durchwanderung zum entfernter liegenden LP anzeigen, da die Kröten auch durch Wasserstellen wandern; manche benützen z.B. den Krebsbach als Wanderroute (Abb. 7,8).

Beispiel: Von 1015 über 5 anwandernd markierten und wieder auf 5 ausgesetzten Kröten (Abb. 3) wurden 277 (= 98,6% aller in einem LP gemachten WF dieser Gruppe) in 1 gefunden, 3 (= 1,1%) in 2 und 1 (= 0,4%) in 3. Dagegen wurden von 513 über 5 anwandernd gefangenen und hinter den Büchel (Bü, Abb. 4) versetzten Kröten 42 (= 50,6% aller WF in LP) in 1, 40 (= 48,2%) in 2 und 1 (= 1,2%) in 3 wiedergefangen. Einige der WF in 2 wurden innerhalb der gleichen LZ später in 1 wiedergefangen; der in der Luftlinie zwischen Bü und LP 1 liegende LP 2 wurde also z.T. lediglich als Durchgang benützt. (Aehnliche Situation in Versuch 1, Abb. 7).

5. Von den auf Strassen ausgesetzten Kröten haben grössere ♂♂ die durchschnittlich grössere WF-Chance an einem LP als kleinere ♂♂. Die Kröten sind nämlich bei der Markierung auf der Strasse durchschnittlich kleiner als die WF derselben Gruppe am LP (1963, Tab. 5).

TABELLE 5

Durchschnittsgrössen und prozentualer Anteil der ≦ 64 mm und der ≧ 65 mm messenden ♂♂ beim Fang auf 5 und bei den WF aus dieser Gruppe im LP 1. FO = Fangort; AO = Aussetzungsort; ∅ = arithmetisches Mittel.

	n	∅ mm	≦64 mm	≧65 mm
FO:5, AO:5	284	64,5	50,4%	49,6%
WF in 1	65	65,1	36,9%	63,1%
FO:5, AO:Bü	323	64,7	49,8%	50,2%
WF in 1+2	45	65,7	37,8%	62,2%

Die gleiche Tendenz besteht, wenn alle auf 5 anwandernd gemessenen mit allen in 1 gemessenen ♂♂ verglichen werden (1963, Tab. 6).

TABELLE 6

Durchschnittsgrössen und Anteil der „kleinen" und „grossen" ♂♂ auf 5 und am LP 1.

	n	∅ mm	≦ 64 mm	≧65 mm
Auf 5 gemessene ♂♂:	731	64,7	50,1%	49,9%
Im LP 1 gemessene ♂♂:	243	66,0	36,2%	63,8%

Diese Unterschiede beruhen nicht etwa darauf, dass die gleichen Kröten am LP wegen einer allfälligen Wasseraufnahme als grösser gemessen würden als auf dem Trockenen, sondern darauf, dass aus der gleichen Gruppe die grösseren ♂♂ die durchschnittlich grössere WF-Wahrscheinlichkeit haben als kleinere ♂♂ (1963, Tab. 7).

TABELLE 7

WF-Raten am LP von beim Erstfang auf der Strasse 5 ≦ 64 mm und ≧65 mm messenden ♂♂. FO = Fangort; AO = Aussetzungsort.

	≦ 64 mm	≧65 mm
FO:5, AO:5 n Markierte:	143	141
n WF in 1:	24	41
% WF in 1:	16,8	29,1
FO:5, AO:Bü n Markierte:	161	162
n WF in 1+2:	17	28
% WF in 1+2:	10,6	17,3

Da grössere ♂♂ durchschnittlich älter sind als kleinere ♂♂ (HEUSSER, 1968b), könnte es sich um einen Einfluss der Erfahrung beim LP-Finden handeln. Dagegen spricht, dass die nicht verfrachteten kleineren ♂♂ (in Tab. 5: FO 5, AO 5) beim WF in 1 und alle im LP 1 gemessenen kleineren ♂♂ (Tab. 6) in der gleichen Proportion untervertreten sind (um 37%) wie die in unbekanntes Gebiet verfrachteten (Tab. 5 FO 5, AO Bü) im Vergleich zu Erstfängen auf Strassen (um 50%). Es ist eher anzunehmen, dass sich kleinere = jüngere ♂♂ am LP bevorzugt an anderen Stellen aufhalten als grössere und deshalb dem Fang selektiv entgehen.

6. ♀♀ haben am LP die grössere Chance gefangen zu werden als ♂♂ und zwar in zunehmendem Masse ab Umstimmung: in Gruppen über die Strassen wandernder Kröten liegt der ♀♀-Anteil bei 12%, am LP nach der Umstimmung bei 24%. Es wurden deshalb fast ausschliesslich ♂♂ verfrachtet.

7. Die Kröten verpaaren sich z.T. schon auf der Wanderung an Land, bei fortgeschrittener Wanderzeit häufiger als zu Beginn. Weil sich die Einzugsgebiete der beiden Weiher überschneiden, werden einige ♂♂ durch ♀♀ an einen fremden LP verschleppt. Diese Fehlerquelle macht sich besonders bemerkbar, wenn man gleichzeitig ♂♂ und ♀♀ verschiedener LP-Zugehörigkeit am gleichen Ort aussetzt oder wenn ♂♂ in ein dichtes Einzugsgebiet einer andern Population gesetzt werden.

8. Die WF-Rate am LP ist abhängig von der *Distanz*, in der verfrachtete Kröten ausgesetzt werden, teilweise unabhängig davon, ob die Kröten aus dieser Distanz orientiert sind oder nicht, denn bei den gleichen Distanzen liegen die WF-Raten am LP im Folgejahr in der Regel höher als im Verfrachtungsjahr, obschon inzwischen auf Grund von populationsdynamischen Daten ca. 20—25% der Markierten gestorben sind (HEUSSER, 1968b). Vgl. Tab. 8.

TABELLE 8

WF-Raten von 1 oder 5 aus verfrachteter 1er Kröten in 1 für die gleiche LZ, in der die Verfrachtung erfolgte und für die LZ des folgenden Jahres in Abhängigkeit von der Ver-

frachtungsdistanz. Die Anzahl Markierter kann in den verglichenen Gruppen differieren, weil für das Folgejahr nur die mit Zehenamputationen dauerhaft markierten Individuen zählen, für die gleiche LZ auch mit Meerschweinchenohrmarken gekennzeichnete. n M = Anzahl Markierte, n WF = Anzahl Wiederfänge.

	km													
	0,0	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,8	1,0	1,1	1,2	2,0	2,4	3,0	5,0
	WF-Raten in der gleichen LZ													
n M	773	169	1996	336	345	33	577	138	166	79	163	100	56	268
n WF	111	22	354	20	21	1	10	1	1	0	0	0	0	0
% WF	14,4	13,0	17,7*	6,0	6,1	3,0	1,7	0,7	0,6	0	0	0	0	0
	WF-Raten in der folgenden LZ													
n M	461	50	152	116	252	—	45	—	150	110	262	100	56	268
n WF	41	15	53	12	51		3		8	4	8	5	1	0
% WF	8,9†	30,0	34,9	10,3	20,2		6,7		5,3	3,6	3,1	5,0	1,8	0

* Die hohe WF-Rate der in 200 m LP-Entfernung ausgesetzten Kröten erklärt sich damit, dass diese Gruppe vor allem auf 5 ausgesetzte Kröten enthält, die beim Eintreffen in 1 bevorzugt erfasst werden.

† Die tiefe WF-Rate der im LP 1 selbst markierten Kröten im Folgejahr beruht darauf, dass nur in diesen Gruppen viele ♀♀ enthalten sind. Die meisten ♀♀ suchen den LP nicht in 2 aufeinanderfolgenden Jahren auf.

Diese Erscheinung lässt sich damit erklären, dass die LZ der Erdkröte zu kurz ist für Rückwanderungen aus grossen Distanzen; lange Wanderzeit hat einen ähnlichen Effekt wie Retardation.

9. Die 4 LP wurden nicht gleich intensiv abgesucht. In Tab. 9 sind die Kontrolltage an den einzelnen LP zusammengestellt. In den LZ 1962-65 wurden alle in den LP zur Kontrolle gefangenen Kröten auch markiert und als Kontrollgruppe oder in Verfrachtungsversuchen verwendet (ausser WF und laichende ♀♀; von letzteren sind keine weiteren WF in der gleichen LZ mehr zu erwarten). Die Anzahl der aus einem bestimmten LP Markierten ist also eine Funktion der Kontrollintensität an diesem LP, was zur Folge hat, dass das ungleiche Absuchen der 4 LP bei Vergleichen der WF-Raten von Kröten verschiedener LP-Zugehörigkeit (z.B. Tab. 11, 12, 13) weniger als Fehlerquelle ins Gewicht fällt, als es den Anschein haben könnte: die ler Kröten haben auf Grund der grossen Anzahl Markierter im wenig kontrollierten LP 3 relativ grosse WF-Chancen; die relativ kleine Anzahl markierter 3er Kröten hat im LP 1 wegen der intensiven Kontrolle relativ grosse WF-Chancen. Die Fehlerquelle 9 wirkt sich vor allem bei den LP-WF von auf Strassen markierten Kröten aus (Abb. 3-6; zu tiefe WF-Raten im WW) und zwar so, dass ihr Wegfallen in der Regel den vertretenen Hypothesen (Ortstreue) günstig wäre.

10. Im LP 2 schwankte der Krötenbestand von LZ zu LZ erheblich: 1955, 1956, 1963 war er gut besetzt, 1962 und 1964 waren in 2 nur vereinzelte Kröten zu finden. Einige der 1962 markierten Kröten aus 1 und von 5 waren 1963 in 2 fangbar (Abb. 12). Umgekehrt waren von den 146 in der LZ 1963 in 2 markierten

Kröten (Versuche 70 a,b) in der gleichen LZ zwar 22 Individuen wiederum in 2 fangbar, in den folgenden LZ aber alle 7 im Wasser gemachter WF in 1. Dies spricht dafür, dass 2 als LP nur teilweise selbständig neben 1 besteht.

TABELLE 9

Fangtage an den einzelnen LP pro Jahr.+ = Fangtag, L = Laichbeginn am betreffenden LP, A = Beginn der Abwanderung.

		März										April										
		28.	29.	30.	31.	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.
1955	1				L		+			+		+		+A			+							
	2						L			—		—	—	—A			—							
	3									L	—	—	—	—										
	4						+		+L		—	—	+	—			—							
1956	1	+	+	+	+L	+	+	+	+		+		—			+								
	2	—		—	—		L	—	—				—			—								
	3																							
	4																							
1962	1			+		+	+	+	+	+	+	+	+	L	+	+	+A			+	+	+	+	+
	2							—				—			—									
	3																							
	4								—			—			—									
1963	1													+	+	+	+L	+	+	+A	+	+	+	+
	2														—	—			+	+	+	+	+	
	3																				—		+	
	4							.																
1964	1			+	+	+	+	+	+				+L	+	+	+	+A	+						
	2																	+						
	3									—			—					—						
	4																							
1965	1				+	L	+	+A		+														
	2																							
	3							+		—														
	4									+														
1966	1					L			+	+	+L													
	2											+												
	3										+	+												
	4											+												

11. Innerhalb eines LP können die Kröten nicht gleichmässig kontrolliert werden (Wassertiefe, Vegetation). In 1 werden z.B. die von 5 her anwandernden gegenüber den aus 8 und von Bü her kommenden bevorzugt (vgl. Tab. 5, 7, 8, und HEUSSER, 1968a).

3. DIE EINZUGSGEBIETE DER LAICHPLÄTZE

Obschon sich die Sommerquartiere und Warteräume der zu den LP 1—4 ziehenden Kröten überschneiden (HEUSSER, 1968c), erweisen sich die Gruppen der zu den einzelnen LP gehörenden Kröten auf der Orientierungsebene als gut getrennt, so dass man die Populationen auf Grund der LP-Zugehörigkeit ihrer Individuen definieren kann. Wir sprechen also von den im gleichen Areal lebenden Populationen 1—4.

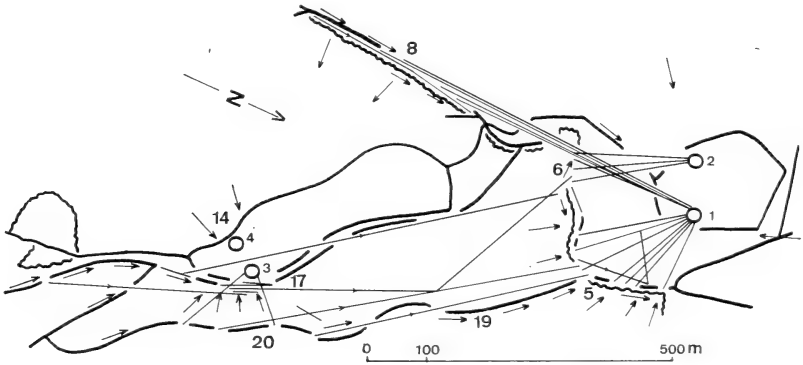


ABB. 2.

Wanderrichtung und WF ambulant markierter Kröten. Kurze Pfeile = durch Kartieren der Blickrichtung ermittelte Hauptwanderrichtungen; Linien = Fang—WF—Verbindungen von auf den Strassen während der Laichwanderung markierten Kröten; Zahlen = LP (Kreise) und Strassenstücke. Material: 180 Individuen; Jahre: 1955, 1956, 1962, 1963, 1964.

A. WANDERRICHTUNG, AMBULANTE UND GRUPPENMARKIERUNGEN AUF STRASSEN.

1. Die Kartierung der *Blickrichtung* von wandernden Kröten gibt erste Hinweise auf die LP-Zugehörigkeit der Kröten und auf die Einzugsgebiete der einzelnen Populationen (Abb. 2). Dass die Blickrichtung der Tiere Aussagen über ihre Intentionen gestattet, bestätigen die Versuche 90 und 91, bei denen auf Grund ihrer Blickrichtung als abwandernd taxierte Kröten, die bei 5 markiert wurden, keine WF mehr in 1 brachten (vgl. die 3 Tage früher, in Versuch 79 anwandernd Markierten).

2. *Ambulante Markierungen.* 1955, 1956, 1962, 1963 und 1964 wurden 180 laichwandernde Kröten auf den Strassen ambulant markiert (Abb. 2). Die WF zeigen, dass auf 5 zum LP 1 gehörende Kröten wandern, dass sich auf 6 und 8 zu 1 und 2 gehörende bewegen, und dass sich im Raum bei 17 und 20 zu 3 und zu 1 ziehende Kröten kreuzen. Die durch das Kartieren der Blickrichtung wandernder

Kröten gefundenen Tendenzen werden bestätigt. Bemerkenswert ist, dass auf 17, unmittelbar neben dem LP 3 des WW, Kröten vorbeiziehen, um zum 800 m entfernten LP 1 zu gelangen.

3. *Gruppenmarkierungen auf Strassen.* 1956 und 1962-66 wurden 1327 Kröten auf den Strassenstücken 5, 5/6, 8, 16 und 17 gefangen, markiert und in Gruppen in der Mitte des Strassenstückes, auf dem sie gefangen wurden, wieder ausgesetzt. Die WF aus diesen Gruppen an den LP bestätigen die durch Kartieren der Blickrichtung und durch ambulante Markierungen gefundene LP-Zugehörigkeit der auf den verschiedenen Strassenstücken wandernden Kröten (Tab. 10, Abb. 3).

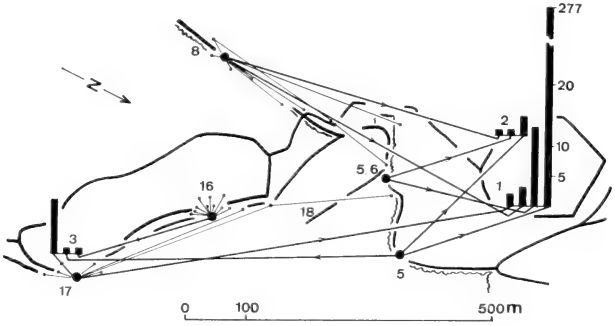


ABB. 3.

Gruppenmarkierungen auf Strassen. Grosse Punkte = Aussetzungsort in der Mitte der Sammelstrecken (Nummern); Säulen = WF in den LP 1, 2 und 3; Kleine Punkte = WF auf Strassen (für Abwanderungsmuster von 5 s. Abb. 17). Material: 5: Versuche 11, 12, 34-38, 79, 80, 99, 119 (n = 1015); 5/6: Versuche 8 (n = 38); 8: Versuche 53, 86, 124 (n = 63); 16: Versuche 104 (n = 71); 17: Versuche 85, 105 (n = 140).

TABELLE 10

WF in den LP 1—4 von auf den Strassen 5, 5/6, 8, 16 und 17 in Gruppen markierten anwandernden Kröten in der gleichen LZ. nM = Anzahl Markierte, FO/AO = Fang-und Aussetzungsort, TWF = Total der Wiederfänge in Laichplätzen.

			n WF in den LP			
FO/AO	nM	TWF	1	2	3	4
5	1015	281	277	3	1	0
5/6	38	14	13	1	0	0
8	63	4	3	1	0	0
16	71	1	0	0	1	0
17	140	11	2	0	9	0

Von den auf 5 anwandernd markierten Kröten wurden 277 = 98,6% der in einem LP wiedergefangenen Individuen in 1 gefunden, 3 = 1,1% in 2, 1 = 0,4% in 3 und keines in 4.

Während auf 6 ambulant Markierte (Abb. 2) zu 2 ziehen, wandern bei der Einmündung von 18 in 5/6 Markierte vorwiegend zu 1 (13 von 14 in einem LP gefangene Individuen = 92,9%), nur 1 = 7,1% zu 2 (Abb. 3). Den von 18 her zu 1 oder 2 ziehenden Kröten ist bei 5/6 der direkte Weg zu den LP durch eine bewaldete Bodenwelle versperrt; sie machen einen nahezu rechtwinklig zur direkten LP-Richtung verlaufenden Umweg über 5 oder 6, was 1956 an den WF von auf 5/6 ambulant Markierten in der Markierungsnacht direkt zu beobachten war.

Die auf 8 markierten Kröten ziehen nach 1 oder 2. Dass auf Grund der Blickrichtung (Abb. 2) und der Differenz in der Wanderzeit der Kröten verschiedener Blickrichtung (HEUSSER und OTT, 1968) auf 8 auch einige WW-Kröten den Zug der GW-Kröten senkrecht kreuzen, kommt bei diesen Gruppenmarkierungen nicht zum Ausdruck.

Auf 16 stellten sich erst seit 1965 viele Kröten ein. Wie ihre Grössenfrequenzen zeigen (HEUSSER, 1968b), handelt es sich dabei um jungadulte Kröten, wahrscheinlich um eine Ablegerpopulation der LP 3 und 4 aus dem Jahr 1961, als der WW bis auf eine Restpfütze bei 16 leer war. Von den 11 WF der auf 16 markierten Kröten wurden 10 wiederum auf 16, resp. im Wasser des WW bei 16, einer in 3 gefangen.

Die auf 17, in unmittelbarer Nähe des LP 3 wandernden Kröten sind z.T. 3er Kröten, die ihren LP beinahe erreicht haben (9 von 11 WF = 81,8%), z.T. 1er Kröten, die am WW vorbeiziehen (2 von 11 WF = 18,2%).

B. Gruppenmarkierungen an Laichplätzen

Die in den LP gefangenen und nach der Markierung am Fangort wieder ausgesetzten Gruppen dienten als Kontrollen für die WF-Rate bei Verfrachtungen, zur Feststellung, ob innerhalb einer LZ Wanderungen von LP zu LP vorkommen, zum Nachweis mehrjähriger LP-Treue gleicher Individuen und der Kenntnis der Sommerquartierräume von Kröten bekannter LP-Zugehörigkeit.

Die WF in LP von in der gleichen LZ in einem LP markierten Kröten zeigen, dass die Kröten, die einen LP erreicht haben, innerhalb der gleichen LZ in weitaus den meisten Fällen dabei bleiben; es finden keine Ueberlandwanderungen mehr statt; die WW- und GW- LP sind isoliert; zwischen 1 und 2 ist ein sehr beschränkter Austausch möglich (Fehlerquellen 4, 7, 10; vgl. Tab. 11).

Tabelle 11

Gruppenmarkierungen in LP und WF. nM = Anzahl Markierte, FO/AO = Fang-und Aussetzungsort, TWF = Total der WF in Laichplätzen

			n WF in den LP			
FO/AO	nM	TWF	1	2	3	4
1	773	112	111	1	0	0
2	164	28	0	28	0	0
3	26	3	0	0	3	0

4. LAICHPLATZ—FINDEN NACH VERFRACHTUNGEN

A. Verfrachtungen von Strassen aus.

Bei den über 5 anwandernden Kröten handelt es sich überwiegend um GW1 — Kröten (Abb. 2, 3, Tab. 10). Die WF von 5 aus zu 58, Bü, 8, 15, 20 und 17 verfrachteter Kröten (Abb. 4) zeigen, dass der GW gegenüber dem WW stark bevorzugt wird (94 WF im GW, 7 WF im WW). Bei den mit „J" bezeichneten 6 WF

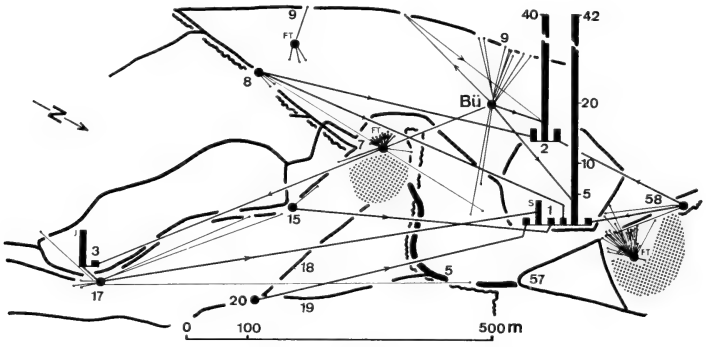


Abb. 4.

Verfrachtungen mit auf 5 (betont) anwandernd gefangenen Kröten. Grosse Punkte = Aussetzungsorte, Säulen = WF in den LP 1, 2 und 3, kleine Punkte = WF auf Strassen (Anfangsorientierung); J bei 3 = Junioren, S bei 1 = Senioren; FT bei 7, 9 und 58 = mit Farbtupfen markierte Gruppen; punktierte Flächen = intensiv kontrollierte Areale ohne WF aus FT-Versuchen. Material: 17: Versuche 100, 101, 117, 118 (n = 53 Junioren+24 Senioren); 20: Versuch 122 (n = 16); 15: Versuch 19 (n = 19); 8: Versuch 46 (n = 20); 9: FT-Versuch 55 (n = 40); 7: FT-Versuch 45 (n = 51); Bü: Versuche 7, 13, 14, 39-43 (n = 513); 58 Ost: FT-Versuch 47 (n = 60); 58 Nord: Versuch 44 (n = 40).

im WW handelt es sich zudem um ausgewähltes Material: in den Versuchen 100, 101 und 117, 118 wurden nur ♂♂ bis 60 mm (= Junioren) und ♂♂ mit 70 mm und mehr Körperlänge (= Senioren) verwendet. Alle 6 WF im WW sind Junioren, alle 4 WF im GW sind Senioren. Diesem Ergebnis zufolge scheint unabhängig von Fehlerquelle 5 die Grösse und damit das Alter der Kröten einen Einfluss auf die Rückfindeleistung resp. auf die Ablenkbarkeit zu einem fremden LP zu nehmen. Innerhalb des GW wird der LP 1 gegenüber dem LP 2 kaum bevorzugt. Bei den bei Bü ausgesetzten Kröten fällt die Fehlerquelle 4 stark ins Gewicht, bei den Aussetzungen 8 und 58 die Fehlerquelle 10. Die mit „FT" = Farbtupf bezeichneten Versuche von Abb. 4 werden im Kapitel über die Anfangsorientierung besprochen.

Die über 8 anwandernden Kröten ziehen vorwiegend zu den LP 1 und 2 des GW (Abb. 2,3, Tab. 10). Verfrachtungen zu 5, 58 und Br = Brand brachten ausschliesslich WF im GW (Abb. 5). 2 der auf 5 ausgesetzten 8er Kröten wurden im LP 2 wiedergefangen, die meisten (16 Individuen) in 1.Von den Verfrachtungen zu 17 und Bü gab es keine WF in LP.

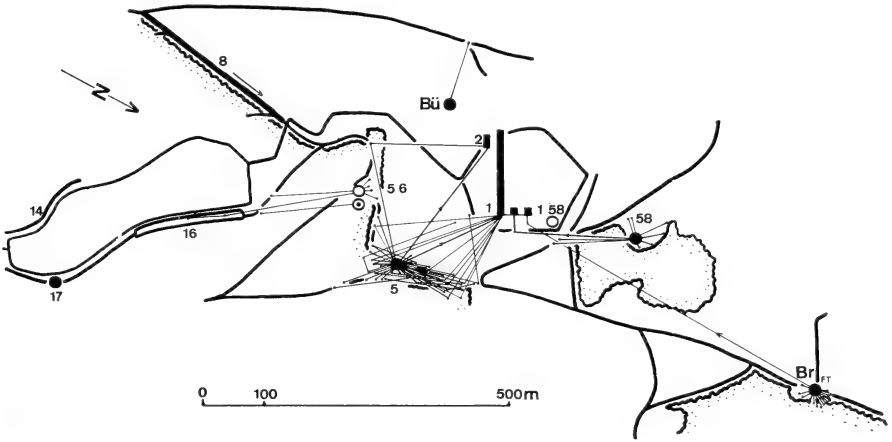


ABB. 5.

Verfrachtungen mit auf 8, 14 und 16 anwandernd gefangenen Kröten. Grosse schwarze Punkte = Aussetzungsorte der 8er Kröten, Kreise = Aussetzungsorte der 16er Kröten, Kreis mit Stern = Aussetzungsort der 14er Kröten. Pfeil bei 8 = Wanderrichtung der 8er Kröten. Säulen = WF von 8er Kröten in den LP 1 und 2. FT bei Br = mit Farbtupfen markierte Gruppe. Kleine Punkte = WF auf Strassen (Anfangsorientierung). Material: 8er Kröten: 17: Versuch 107 (n = 5; kein WF); Bü: Versuch 52 (n = 11); 5: Versuche 48-50 (n = 56); 58: Versuch 51 (n = 20); Br: FT-Versuch 54 (n = 13), 87 (n = 26). 16er Kröten: 5/6: Versuch 103 (n = 17); 1/58: Versuch 125 (n = 61; kein WF); 14er Kröten 5/6: Versuch 108 (n = 10).

Die seit 1965 bei 16 auftretenden Kröten scheinen auf Grund der Markierungen auf 16 (Abb. 3) eine neue, relativ autonome, ortstreue Population darzustellen. Die Verfrachtungen von 16 zu 5/6 (Abb. 5) brachten 1 WF auf 16 und einen auf 15, keinen in einem fremden LP. Von der bei 1/58 in GW ausgesetzten Gruppe gab es keine WF.

Von den 10 in Versuch Nr. 108 von 14 zu 4 anwandernd zu 5/6 verfrachteten Kröten (Abb. 5) gab es nur 1 in Richtung 3/4 zurückwandernden WF bei 15.

Auf 17 gefangene Kröten gehören überwiegend zu 3, teilweise zu 1. Verfrachtungen zu 5 und 5/6 (Abb. 6) bringen WF in 1 und 3, Verfrachtungen zu 7^1 und 2 bringen WF in 1. Bei der Abwanderung von den Aussetzungsorten 8, 7^2, 5/6 und 5 dominiert die die Verfrachtung kompensierende Richtung zum WW. Dass von der auf 5 ausgesetzten Gruppe 3 Kröten in 1 und nur 1 in 3 wiedergefangen wurden, geht auf die hier stark einwirkende Fehlerquelle 7 zurück: in 1 gefangene 17er ♂♂ sassen z.T. auf zu 1 gehörenden 5er ♀♀.

Ausser in Versuch Nr. 87 (Abb. 5, 1 WF in 1) und 102a brachten die über grössere Distanzen nach Norden verfrachteten Gruppen wegen der Fehlerquellen 2 (Versuch 58) und 8 (Versuche 88, 89, 102b-d) innerhalb der gleichen LZ keine WF in den LP, wohl aber in den Folgejahren, sofern die Kröten mit Zehen-

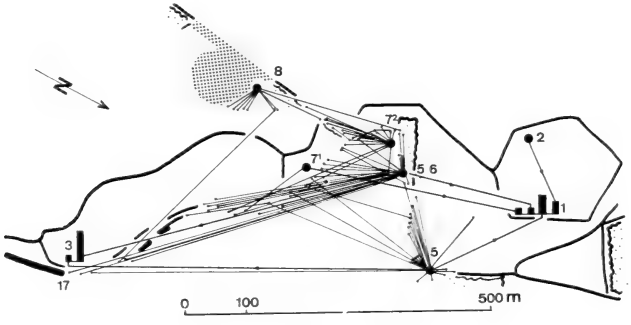


ABB. 6.

Verfrachtungen mit auf 17 (betont) anwandernd gefangenen Kröten. Grosse Punkte = Aussetzungsorte, Säulen = WF in den LP 1 und 3, kleine Punkte = WF auf Strassen (Anfangsorientierung); punktierte Fläche bei 8 = intensiv kontrolliertes Areal ohne WF von der Aussetzung bei 8. Material: 7^1: Versuch 27 (n = 12); 7^2: Versuch 61 (n = 23); 8: Versuch 59 (n = 20); 5/6: Versuche 106 (n = 218); 5: Versuch 56 (n = 40); 2: Versuch 57 (n = 30).

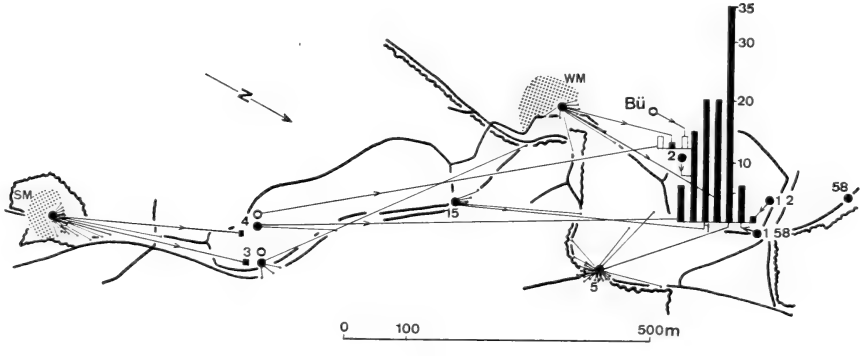


ABB. 7.

Verfrachtungen mit in den LP 1 und 2 gefangenen Kröten. Schwarze Punkte und Säulen = Aussetzungsorte und WF in den LP 1 — 4 von 1^{er} Kröten. Kreise und weisse Säulen = Aussetzungsorte und WF in LP 2 von 2^{er} Kröten. Kleine Punkte = WF bei der Abwanderung vom Aussetzungsort (Anfangsorientierung). Punktierte Flächen = intensiv kontrollierte Areale ohne WF. Material: 1^{er} Kröten: SM: Versuch 1 (n = 150); 3: Versuche 5 g, h, 65, 112 (n = 156); 4: Versuche 5 a-f, 22 (n = 319); 15: Versuche 17, 18 (n = 395); WM: Versuche 2, 15, 16 (n = 300); 5: Versuche 20, 63, 92, 109 (n = 468); 2: Versuche 23, 24, 62 (n = 105); 1/2: Versuch 64 (n = 20); 1/58: Versuche 126 (n = 66); 58: Versuche 25 (n = 66; kein WF). 2^{er} Kröten: 3: Versuche 6c, d, 68 (n = 140; kein WF ausser in 3); 4: Versuche 6a-b (n = 100); Bü: Versuch 66 (n = 40).

amputationen markiert waren (E in Abb. 10). Die 1966 in südlicher und südöstlicher Richtung verfrachteten Gruppen (Nr. 120, 121, 123) enthielten im Verhältnis zur Verfrachtungsdistanz (1000 und 2000 m von 1) zuwenig Material.

Die von einem Strassenstück in einen fremden LP verfrachteten Kröten bleiben innerhalb der gleichen LZ in der Regel im fremden LP (Versuche 21, 28, 57, 125), was auf die Fehlerquellen 1, 7, und 8 zurückzuführen ist.

B. Verfrachtungen aus Laichplätzen.

Die auf den Strassenstücken anwandernd gefangenen und verfrachteten Kröten sind sicher wanderfreudig; die LP-Zugehörigkeit ist aber ausser bei den auf 5 fangbaren z.T. stark gemischt. Bei den aus LP verfrachteten Kröten ist die LP-Zugehörigkeit abgesehen von den Fehlerquellen 4, 7 und 10 klarer (Tab. 11), dagegen fällt Fehlerquelle 1 (Umstimmung) stark ins Gewicht.

In Tab. 12 und auf Abb. 7 und 8 sind die Verfrachtungen aus den LP 1—4 innerhalb des engeren Beobachtungsgeländes und die WF aus diesen Gruppen in der gleichen LZ, da die Verfrachtung erfolgte, zusammengefasst.

Tabelle 12

Verfrachtungen aus den LP 1—4 und WF innerhalb der gleichen LZ in den LP. n M = Anzahl Markierte, TWF = Total der WF an LP, FO = Fangort, AO = Aussetzungsort nach Abb. 1, 7 und 8.

				WF in den LP			
FO	AO	n M	TWF	1	2	3	4
1	5	468	35	35	0	0	0
1	WM	300	21	20	1	0	0
1	SM	150	2	0	0	1	1
1	4	319	6	6	0		
1	15	395	20	20	0		0
1	2	105	19	15	4	0	0
1	1/2	20	1	1	0	0	
1	1/58	66	6	6	0	0	0
2	4	100	2	0	2		
2	3	40	6	0	0	6	
2	Bü	40	2	0	2	0	
3	SM	117	9	0	0	7	2
3	1	114	0	0	0	0	
4	WM	150	5	0	1	1	3
4	SM	33	1	0	0	0	1

Aus Tab. 12 geht hervor, dass nach einer Verfrachtung der Heimat-LP gegenüber den 3 übrigen LP stark bevorzugt wird: von 125 in der gleichen LZ in

einem nicht mit dem Aussetzungsort zusammenfallenden LP wiedergefangenen Kröten wurden 118 (= 94,4%) im Heimat-LP, 7 (= 5,6%) in den 3 übrigen LP gefunden (die 10 in 2 und 3 als Aussetzungsort gebliebenen Individuen nicht gerechnet).

Die relativ niederen WF-Raten der aus LP verfrachteten Kröten (von 1 zu 5 verfrachtete: 7,5% WF in 1; über 5 anwandernd markierte: 27,3% WF in 1) ist auf die Umstimmung am LP zurückzuführen (vgl. Tab. 2).

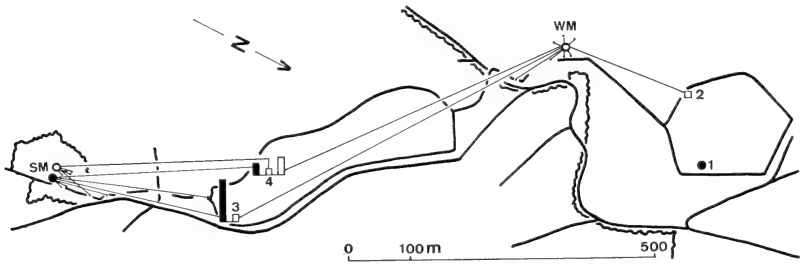


ABB. 8.

Verfrachtungen mit in den LP 3 und 4 gefangenen Kröten. Schwarze Punkte und Säulen = Aussetzungorte und WF in den LP 3 und 4 von 3er Kröten. Kreise und weisse Säulen = Aussetzungsorte und WF in den LP 2, 3 und 4 von 4er Kröten. Kleine Punkte = WF bei der Abwanderung vom Aussetzungsort (Anfangsorientierung). Material: 3er Kröten: SM: Versuch 4a (n = 117); 1: Versuch 71 (n = 114; kein WF). 4er Kröten: SM: Versuch 4b (n = 33); WM: Versuch 3 (n = 150). In den Abb. 2—8 sind nur WF in der gleichen LZ, da die Markierung erfolgte, eingetragen.

In der Regel wird innerhalb des richtigen Gewässers auch der LP gewählt, an dem die Kröten gefangen wurden, auch wenn beide gleich weit vom Aussetzungspunkt entfernt sind (Verfrachtungen von 1 zu 15, 1/2, von 2 zu 4; von 4 zu WM, SM) oder der Aussetzungspunkt auf der dem LP gegenüberliegenden Seite des Krebsbaches liegt (Verfrachtungen von 1 zu WM, 4; von 3 zu SM). In einen andern LP verfrachtete Kröten haben die Tendenz noch in der gleichen LZ zum eigenen LP zurückzukehren (Verfrachtungen von 1 zu 4; von 2 zu 4), selbst innerhalb des gleichen Weihers (Verfrachtung von 1 zu 2), obschon hier die Fehlerquellen 1, 2, 7, z.T. auch 8 einwirken. Die Rückkehrtendenz zum eigenen LP kommt in den Jahren nach der Verfrachtung deutlicher zum Ausdruck als im Verfrachtungsjahr (vgl. mehrjährige LP-Treue). Die Verfrachtung von 1 zu SM (Versuch Nr. 1) erfolgte erst nach Laichbeginn in 1 (Fehlerquelle 1), geht distanzmässig an die äusserste Grenze für WF im gleichen Jahr (Tab. 8) und unterliegt der Fehlerquelle 4. In dem auf die Verfrachtung folgenden Jahr wurden aus dieser nur mit Meerschweinchenohrmarken gekennzeichneten Gruppe 6 WF in 1 gefunden. Auch von den übrigen Verfrachtungen über grössere Distanzen nach Süden und Südosten (Abb. 9) und nach Norden (Abb. 10), die beim Abschluss der LZ

erfolgten, gab es erst in der nächsten LZ WF in den LP ausser bei den Versuchen 93 a, b (5 km zum Horgenbergweiher), deren Verfrachtungsdistanz offenbar zu gross war.

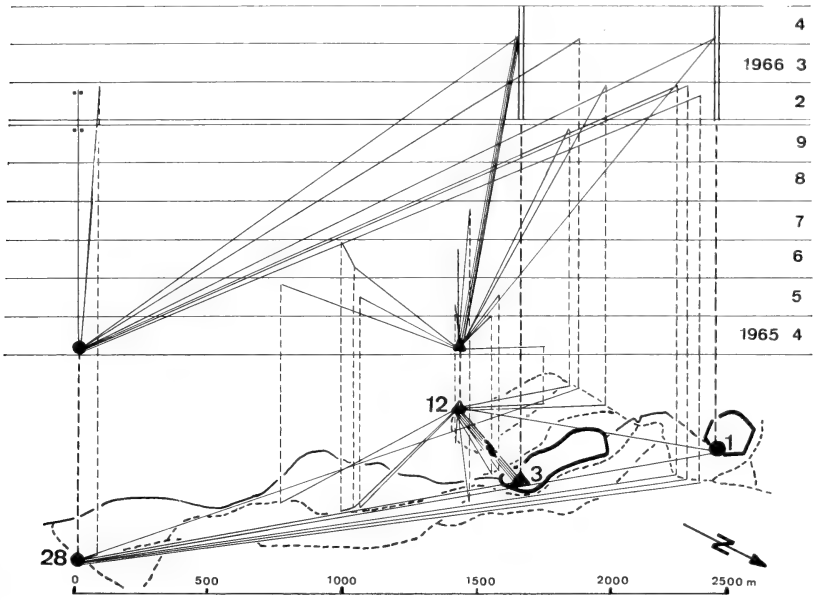


ABB. 9.

Verfrachtungen am Ende der LZ 1965 von 1 zu 28 (Punkt) und von 3 zu 12 (Dreieck) in den meisten Kröten unbekannte Sommerquartiere. Material: 28: Versuch 110 (n = 100); 12: Versuch 113 (n = 207). Alle WF bis LZ 1966 in raum-zeitlicher Darstellung: Aussetzungsort—WF—Verbindungen im Plan (unten) und im Kalender (oben).

5. VERSUCHE MIT ORTSFREMDEN

Die Markierungsversuche mit einheimischen Kröten sprechen dafür, dass die Individuen populationsweise einen bestimmten LP gegenüber irgendwelchen Wasserstellen und andern LP, in denen Kröten anderer Populationen bevorzugt laichen, vorziehen. Das Einführen ortsfremder Kröten ist dazu die Gegenprobe, die zeigt, ob für die LP des Untersuchungsgebietes oder deren Umgebung Eigenschaften charakteristisch sind, die auf *Bufo bufo* als Art, unabhängig von der Populationszugehörigkeit, anziehend resp. wegleitend wirken.

In den LZ 1963 und 1964 führten wir 57 Kröten aus Maienfeld, (M, Versuch 74), 81 km östlich von Thalwil, 70 Kröten von Arth am Zugersee (A, Versuche 75, 76), 52 km südlich von Thalwil und (1964) 52 Kröten von Zizers (Zi,

Abb. 10.

Verfrachtungen über 1—3 km nach Norden. Material: E: von 5 aus Versuch 88, 102; von 8 aus Versuch 89 (n = 196); LL: von 1 aus Versuche 26 (n = 262); FM: von 2 aus Versuch 69 (n = 56). Alle WF bis 1966.

Versuch 97), 85 km östlich von Thalwil ins Beobachtungsgebiet ein (Zehenamputationen). Diese Kröten wurden bei der Biegung von 5, 200 m vom LP 1 entfernt ausgesetzt. Einheimische, über 5 anwandernde, an der gleichen Stelle wieder ausgesetzte Kröten bringen in der gleichen LZ 27,3 % WF in 1. Von den 179 hier ausgesetzten Ortsfremden fanden wir nur 1 ♂ (= 0,6 %) in 1 wieder, keines in einem

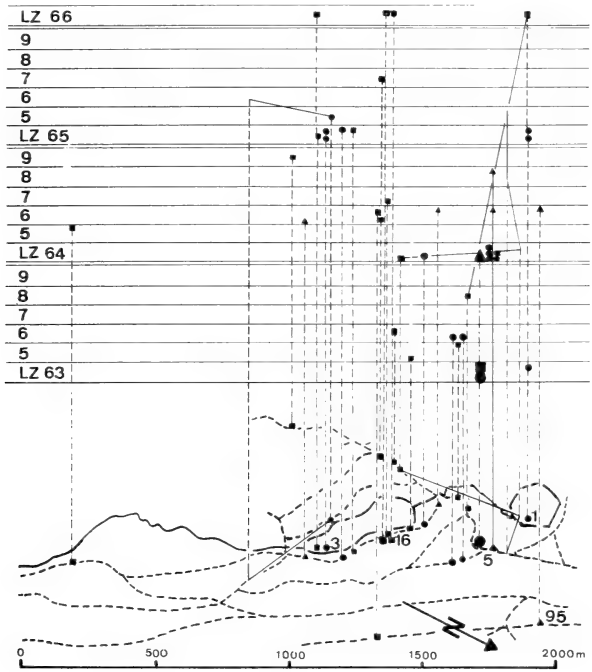


ABB. 11.

Verteilung der bei 5 ausgesetzten Ortsfremden bis LZ 1966 (ausser WF in der gleichen LZ, da die Aussetzung erfolgte). Runde Punkte: Kröten von Maienfeld (Versuch 74; n = 57); viereckige Punkte: Kröten von Arth (Versuche 75, 76; n = 70); dreieckige Punkte: Kröten von Zizers (Versuch 97; n = 52). Aussetzungsdatum = grosses Zeichen im Kalender über 5; WF- Orte und -Zeiten = kleine Zeichen.

andern LP. Bei diesem ♂ kommt zudem Fehlerquelle 7 in Betracht. Die 70 Kröten von Arth wurden bei ihrer Anwanderung zum Zugersee abgefangen; Fehlerquelle 1 entfällt damit. Im Vergleich zu den Einheimischen haben die Ortsfremden keine Beziehung zum 200 m enfernten, von 5 aus sichtbaren, tiefer gelegenen LP 1 hergestellt. In den auf die Aussetzung folgenden Jahren können die ebenfalls zur LZ aktiv werdenden Ortsfremden wohl an einem der LP erscheinen oder werden von den Einheimischen dorthin verschleppt, sie geben aber im Unterschied zu den Ein-

heimischen keinem LP den Vorzug: von 8 Ortsfremden-WF, die in den Jahren nach der Aussetzung (bis 1966) in einem der LP gefangen wurden, entfielen 4 auf den LP 1 des GW, und 4 auf den LP 3 des WW (Abb. 11).

Von 100 in der LZ 1966 von Zürich-Rämibühl (ZR, Versuch 128), 9 km nördlich vom GW, direkt in den LP 1 eingesetzten Ortsfremden wurden 2 in der gleichen LZ in 1 wiedergefangen, also prozentual weniger als von auf 5 markierten Einheimischen (Versuche 119a, b) oder gegen das Ende der LZ von 1 zum Unterende des GW (1/58, Versuch 126a) verfrachteten 1er Kröten, was dafür spricht, dass ein Teil der Ortsfremden vom Rämibühl den LP 1 vorzeitig wieder verlassen hatte.

Weil eingeführte Ortsfremde, die in Wanderstimmung sind, einen nahegelegenen fremden LP nicht aufsuchen, da offenbar die Orientierungskomponente versagt, geben die Ortsfremden einen Anhaltspunkt dafür, welchen Kredit man der Hypothese eines „zufälligen" Laichplatzfindens bei den Verfrachtungsversuchen mit einheimischen Kröten einräumen muss. Die Wahrscheinlichkeit zufälligen Laichplatzfindens bei einer LP-Entfernung von 200 m scheint demnach unter 1% zu liegen; in der Regel fällt die Fehlerquelle 7 unter sonst gleichen Umständen stärker ins Gewicht. Die Beobachtungen über die Anfangsorientierung nicht auf den LP bezogener Kröten zeigen, dass es in der Landschaftsituation bei 5 und an andern Aussetzungsstellen sogar unwahrscheinlicher ist, dass eine Kröte im LP 1 erscheint, als an bestimmten andern Punkten eines um den Aussetzungsort gedachten Kreises mit dem Radius der LP-Entfernung, weil die Kröten in bestimmter Weise auf teils irreführende Landschaftsmerkmale Bezug nehmen (p. 480).

In den folgenden zum Einführen Ortsfremder ins Thalwilergebiet komplementären Versuchen wurden Thalwilerkröten am fremden Orten angesiedelt:

In der LZ 1962 wurden 484 Kröten aus dem GW LP 1 in einen krötenfreien Gartenweiher auf der Forch (F, Versuch 29) verfrachtet. Im Sommer 1962 hatte eines der ausgesetzten ♀♀ sein Sommerquartier während einiger Wochen in 10-20 m Entfernung vom Gartenweiher. Im Frühjahr 1963 fanden wir 3 Jungtiere von 29-30 mm Länge—offenbar Nachkommen aus dem 1962 gelegten Laich - in der Weiherumgebung sowie 6 Adulte aus der 1962 eingeführten Gruppe (=1,2%). Im Thalwiler Beobachtungsgelände sind in der LZ nach der Markierung zwischen 14,9 und 18,7% ♂♂ WF zu finden (HEUSSER, 1968 b); nach Tab. 8 liegt die WF-Rate im Jahr nach der Markierung selbst bei 1 bis 3 km weit verfrachteten Kröten noch bei 1,8 bis 5,3%. Während am übersichtlichen Gartenweiher die anwesenden Kröten fast vollständig erfasst werden können, sind im Thalwiler-Gelände auf Grund von Kontrollgruppen zu schliessen nur zwischen 17,6% und 22,7% der im Vorjahr markierten, tatsächlich anwesenden ♂♂ fangbar; ihr realer Anteil liegt bei rund 80% (HEUSSER, 1968 b). Die niedere WF-Rate von 1,2% im Folgejahr am fremden LP ist also nicht auf den Turnover in der Adultpopulation

zurückführbar, sondern bedeutet, dass nur ein kleiner Teil der überlebenden Kröten den fremden LP im Folgejahr wieder aufsucht. Auch von den 179 auf 5 ausgesetzten Ortsfremden wurde im Folgejahr nur 1 Tier (=0,6%) in einem LP wiedergefangen (die übrigen 7 in späteren Jahren).

In Versuch 77 wurden 1963 70 wanderstimmige Kröten von 5 in 50 m Entfernung vom Gartenweiher (F=Forch) ausgesetzt. Nur 1 Tier (=1,4%) gelangte in den Gartenweiher (im unübersichtlichen LP 1 liegt die WF-Rate von auf 5 in 200 m LP-Entfernung ausgesetzten 5er Kröten bei 27,3%), 4 Individuen wurden in ca. 100 m Entfernung auf der dem Gartenweiher gegenüberliegenden Seite des Aussetzungspunktes auf Strassen und unter Bauschutt wiedergefangen. In Versuch 96 a wurden 1964 20 der total 40 ♂♂ in 30 m Entfernung vom gleichen Gartenweiher ausgesetzt, die übrigen 20 ♂♂ mit anderer Marke im Gartenweiher selbst. Die ♂♂ stammten von der Anwanderung über 5; keines wurde im Gartenweiher wiedergefangen, d.h. die in 30 m Entfernung ausgesetzten Kröten suchten ihn nicht auf; die in den Weiher gesetzten verliessen ihn vor der nächsten Kontrolle. Von den 11 ♂♂ in Versuch 96b fand man eines am 30.5.64. in einem 50 m entfernten Kellerschacht wieder. Die Gruppen der Versuche 129 und 130 1966 enthielten vor allem Paare, die zum Ablaichen in den Gartenweiher eingesetzt wurden. Die von der Anwanderung über 5 (Versuch 129) stammenden Paare mussten gekäfigt werden, damit sie den Gartenweiher nicht vor dem Laichen verliessen; die aus dem LP 1 stammenden (Versuch 130) laichten auch ungekäfigt.

Aus den in den Versuchen 30, 31, 32 und 116 von 1 nach Küsnacht (K, Gartenweiher), zum Zürich-Zoo (ZZ, Kunstweiher), nach Oetwil am See (Oe, Gartenweiher)—diese Aussetzungsorte ohne eigene Krötenpopulation—sowie nach Zürich-Hirslanden (ZH, Gartenweiher mit eigener Krötenpopulation) verfrachteten Gruppen mit insgesamt 227 Individuen gab es keine WF.

6. MEHRJÄHRIGE LAICHPLATZ-TREUE

Um festzustellen, ob die gleichen Individuen über mehrere Jahre hinweg dem gleichen LP treu bleiben, zählte ich die WF von Kröten, deren LP-Zugehörigkeit zum Zeitpunkt der Markierung bekannt war, in den auf die Markierung folgenden LZ an den verschiedenen LP aus. Das WF—Material besteht hauptsächlich aus mit Zehenamputationen gekennzeichneten Kröten; nur einzelne mit Meerschweinchenohrmarken versehene Individuen behielten die Marke bis zur folgenden LZ. Als bei der Markierung zum LP 1 gehörende Kröten gelten in 1 selbst und auf 5, wo 98,6% 1^{er} Kröten wandern (Tab. 10), als zum LP 3 gehörend gelten die erstmals in 3 gefangenen Tiere. Die Verteilung der WF in den Folgejahren (1 bis 4 Jahre nach der Markierung) ist in Tab. 13 und auf Abb. 12 dargestellt.

TABELLE 13

WF von im Markierungsjahr zu 1 oder 3 bezogenen Kröten 1—4 Jahre nach der Markierung (nur WF in den LP). TWF = Totalzahl der WF in den LP in den Folgejahren. Vgl. Fehlerquelle 9.

	Laichplätze			
	1	2	3	4
n WF von 1er Kröten (TWF = 159)	149	7	3	0
%WF » » » »	93,7	4,4	1,9	0
n WF von 3er Kröten (TWF = 35)	5	0	30	0
nWF » » »	14,3	0	85,7	0

Die WF in den auf die Markierung folgenden LZ zeigen, dass die LP-Zugehörigkeit einer Kröte in der Regel definitiv ist. Bei allen WF in „falschen LP" kommt für das Markierungsjahr oder für das WF-Jahr die Fehlerquelle 7 in Betracht, bei den in 2 wiedergefangenen 1er Kröten zudem die Fehlerquellen 4 und 10. Alle in 1 wiedergefangenen 3er Kröten stammen aus der Verfrachtung Nr. 71 (1963), bei der 114 Kröten aus dem LP 3 in den LP 1 versetzt wurden. Auch die WF auf den Strassen 5, 8 und 17 während der Laichwanderung (Abb. 12) zeigen, dass das Muster der LP-Zugehörigkeit, wie es in Tab. 10 auf Grund von unverfrachteten Gruppen eruiert wurde, selbst nach Verfrachtungen in den Folgejahren wieder hergestellt ist.

Die Populationen 1 und 3 sind auf Grund der Orientierungsleistungen ihrer Individuen relativ stark isoliert. Würden sich nur die Sommerquartierräume dieser Populationen überschneiden, nicht auch die auf der Herbstwanderung im September bezogenen Warteräume, aus denen die Kröten im März paarungsbereit aufbrechen (HEUSSER, 1968 c), was zur Folge hat, dass sich Tiere verschiedener LP-Zugehörigkeit paaren können (Fehlerquelle 7), wären die nur 800 m voneinander entfernten LP 1 und 3 nahezu vollständig voneinander isoliert.

Beim erwähnten Gartenweiher am Stadtrand von Zürich (ZH=Zürich-Hirslanden), der einer eigenen, mehrere hundert Individuen umfassenden Population als LP dient, markierte ich in der LZ 1965 202 Kröten und setzte zugleich 79 Kröten vom GW LP 1 ein (Versuch 116). 1966 setzte ich ausserdem 50 Kröten aus dem Gartenweiher Zürich-Rämibühl (ZR) in den Gartenweiher ZH ein. In der LZ 1967 kontrollierte ich 138 Kröten im Gartenweiher ZH. Darunter waren 10 WF aus der 2 Jahre früher markierten Gruppe von 202 Einheimischen aber keine WF aus den beiden eingeführten ortsfremden Gruppen.

Als 1957/58 im Churer Rheintal, 1 km südlich von Landquart, Erdkrötenlaichplätze durch einen Strassenbau zugeschüttet wurden, markierte ich in der LZ 1957 1201 Individuen. Am 4.4.1958 kontrollierte ich 108 zu den nun trocken liegenden LP zurückkehrende Kröten. Darunter waren 35 WF vom Vorjahr (Vgl. HEUSSER, 1960).

In einer kleinen Erdkrötenpopulation östlich von Landquart markierte ich in der LZ 1957 55 Kröten. Unter 29 Fängen im Frühjahr 1958 waren 18 WF, in der LZ 1959 unter 6 Fängen 3 WF.

Nach diesen Versuchen zu schliessen ist mehrjährige LP-Treue und die damit verbundene Unmöglichkeit, adulte Individuen definitiv umzusiedeln, für mehrere *Bufo bufo bufo*—Populationen charakteristisch. Es besteht aber die

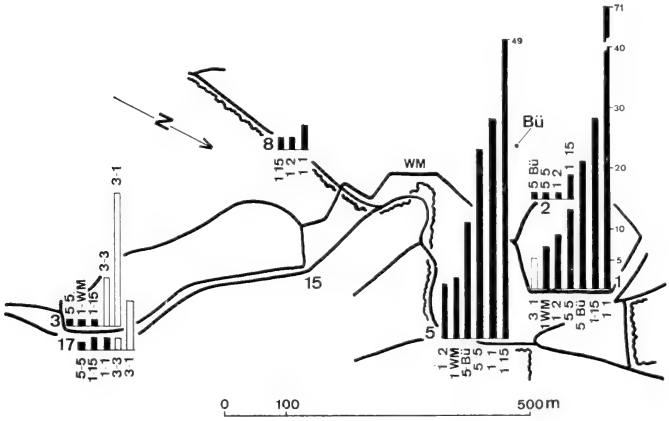


ABB. 12.

Mehrjährige LP-Treue und Wiederherstellung des Anwanderungsmusters nach Verfrachtungen. Schwarze Säulen = erstmals in 1 oder auf 5 gefangene Kröten, weisse Säulen = erstmals in 3 gefangene Kröten. Dargestellt sind die WF in den LZ nach der Markierung bis 1966. Grosse Zahlen und Buchstaben = Fang-, Aussetzungs- und WF-Orte; Bezeichnungen am Kopf oder Fuss jeder Säule = Fang-und Aussetzungsort im Markierungsjahr (z.B.: 5-Bü = auf 5 gefangen, zu Bü verfrachtet; 1-1 = in 1 gefangen und ausgesetzt). Material (nur mit Zehenamputationen Markierte): 1-1: Versuche 33c, 78e, 98 (n = 637); 1-2: Versuche 23a, 24 (n = 60); 1-WM: Versuche 15, 16a (n = 126); 1-15: Versuche 17a, c, d, 18a (n = 266); 5-5: Versuche 11a, 12 (n = 114); 5-Bü: Versuche 13, 14 (n = 112); 3-3: Versuch 95b (n = 41); 3-1: Versuch 71 (n = 114).

Möglichkeit, dass sich die Kröten auch anders verhalten könnten. Die 1966 ca. 200 Individuen umfassende Population im erwähnten erst 1959 erbauten Gartenweiher Rämibühl in Zürich dürfte in Anbetracht der erst mit 3-5 Jahren erreichten Geschlechtsreife (HEUSSER 1968 b) kaum von einem erstem „Zufallspaar" allein abstammen. Auch andere neue Kunstweiher können ausnahmsweise durch mehrere Kröten gleichzeitig besiedelt werden, was eine andere Orientierungsart voraussetzt als die oben erwähnten Befunde mit ortsfremden Kröten. Auch von den in Versuch 71 von 3 zu 1 verfrachteten Kröten (Tab. 13, Abb. 12) sowie von den in Versuch 29 exportierten Thalwilerkröten stellten sich einzelne Individuen

auf den neuen Ort um. Ob es sich bei diesen Varianten um vikariierende Verhaltensrassen handelt oder ob im Prinzip jedes Tier beide Verhaltensmodi besitzt, ist unbekannt.

7. NACHWEIS SPEZIFISCHER SOMMERQUARTIER-RÄUME

Nach der LZ (2. Aprilhälfte) ziehen sich die Kröten von den LP in die vorwiegend im Wald gelegenen Sommerquartiere zurück, wo sie am häufigsten in einer Entfernung von 500—1500 m vom LP zwischen Mai und August ortstreu sind, bis sie im Spätsommer zur Herbstwanderung aufbrechen um in die den LP näher gelegenen Warteräume zu gelangen, in denen sie auch überwintern. (Vgl. HEUSSER, 1968c). Obschon sich die Sommerquartierräume der 4 LP-Populationen z.T. stark überschneiden, gibt es Indizien dafür, dass populationsspezifische Sommerquartier-Räume bevorzugt werden, und dass die Individuen auch auf der Wanderung ins Sommerquartier orientiert sind.

Bei den in der LZ 1962 aus dem südöstlichen Waldgebiet über 5 in Richtung 1 anwandernden Kröten fiel auf, dass die WF, auch bei Gruppen, die von 5 zu Bü, auf die gegenüberliegende Seite des GW verfrachtet wurden, in den folgenden LZ wiederum über 5 anwandernd gefangen wurden, keine nachweisbar aus der Richtung des Aussetzungsortes, z.B. über 8 (Abb. 12). Auch die 1962 von 1 zu WM verfrachteten Kröten wanderten in den Folgejahren über 5 an, entsprechend der Tatsache, dass die meisten in 1 fangbaren Kröten aus dem Wald südöstlich von 5 stammen. Nur relativ wenige ursprünglich in 1 gefangene Kröten wandern in den Folgejahren über 8 an, darunter nicht verfrachtete (1-1, Abb. 12). Dass einige der auf 5 und in 1 gefangenen in den folgenden LZ auf 17 fangbar sind, bestätigt, dass sich die Warteräume der 1^{er} Kröten bis südöstlich von 17 erstrecken; diese Kröten ziehen bei Wanderbeginn hart am fremden LP 3 vorbei.

Dass die in der einen LZ von 5 zu Bü verfrachteten Kröten in den Folgejahren wieder ausschliesslich über 5 anwandern, bedeutet, dass sie irgendwann zwischen Verfrachtung und nächster LP-Wanderung in die südöstlichen Waldpartien hinübergewechselt und damit die Verfrachtung richtungsmässig ausgeglichen haben, obschon auch in südlicher Richtung dem Aussetzungspunkt Bü nähergelegene Waldpartien liegen, die ihrerseits z.B. von 2^{er} Kröten bevorzugt werden (Abb. 14). Auch die bei WM und 15 ausgesetzten 1^{er} Kröten verteilten sich nicht in die teilweise dem Aussetzungspunkt näher gelegenen südlichen Waldteile, sondern wechselten nach Südosten, so dass die Anwanderung in den Folgejahren wiederum über 5 erfolgen musste. Umgekehrt waren die ursprünglich bei 3 gefangenen Kröten in den Folgejahren nie auf 5 und auf 8 fangbar.

Die Kontrollen der Sommerquartierräume im ganzen Landforst während der Sommer 1963-1965 (HEUSSER, 1968c) zeigten, dass die Kompensation einer in

der LZ durchgeführten Verfrachtung in bezug auf die bevorzugten Sommerquartierräume auf der Wanderung ins Sommerquartier erfolgt, entweder direkt vom Aussetzungspunkt aus oder auf dem Umweg über den in der gleichen LZ noch aufgesuchten LP.

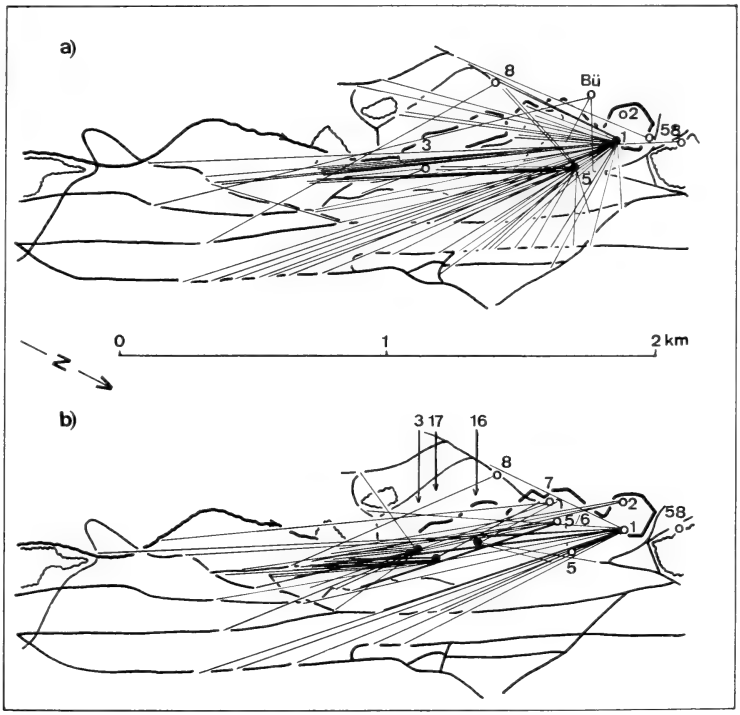


ABB. 13.

Wiederfänge in den Sommerquartieren in den Sommern 1963-65 von in den LZ 1963-65 markierten Kröten.

a) 1er Kröten: schwarze Punkte = am Fangort (1 und 5) wieder ausgesetzte Kröten; Kreise = Aussetzungsorte in der LZ von 1 oder 5 aus verfrachteter Kröten. Material: 3: Verfrachtungen von 1 zu 3, Nr. 65, 112 (n = 56); 8: Verfrachtung von 5 zu 8, Nr. 46 (n = 20); Bü: Verfrachtungen von 5 zu Bü, Nr. 39-43 (n = 340); 2: Verfrachtung von 1 zu 2, Nr. 62 (n = 30; kein WF); 1/2 (zwischen 1 u. 58): Verfrachtung von 1 zu 1/2, Nr. 64 (n = 20); 58: Verfrachtung von 5 zu 58, Nr. 44 (n = 40); 5: Verfrachtungen von 1 zu 5, Nr. 63, 92, 109 (n = 324); 1: in 1 Markierte, Nr. 33, 78, 98 (n = 793); 5: auf 5 Markierte, Nr. 34-38, 79, 80, 99 (n = 844).

b) 3er Kröten: schwarze Punkte = am Fangort (3 und 17) wieder ausgesetzte Kröten; 16er Kröten: schwarzer Punkt = am Fangort (16) wieder ausgesetzte Kröten; Kreise: Aussetzungsorte von 3 u. 17 aus verfrachteter Kröten. Material: 3: in 3 Markierte Kröten, Nr. 95, 114 (n = 113); 17: auf 17 markierte Kröten, Nr. 85, 105 (n = 140); 16: auf 16 markierte Kröten, Nr. 104 (n = 71); 8: Verfrachtung von 17 zu 8, Nr. 59 (n = 20); 7: Verfrachtung von 17 zu 7, Nr. 61 (n = 23); 5/6: Verfrachtung von 17 zu 5/6, Nr. 106 (n = 218); 2: Verfrachtung von 17 zu 2, Nr. 57 (n = 30); 5: Verfrachtung von 17 zu 5, Nr. 56 (n = 40); 58: Verfrachtung von 17 zu 58, Nr. 60 (n = 30; kein WF); 1: Verfrachtung von 3 zu 1, Nr. 71 (n = 114).

In Abb. 13a) sind die Sommer-WF von GW 1—Kröten eingetragen: Die von den schwarzen Punkten 1 und 5 ausstrahlenden Linien weisen auf die typischen Sommerquartiere der 1er Kröten; es handelt sich um Sommer-WF von in einer LZ auf 5 oder in 1 ohne Verfrachtung markierten Kröten. Die Kreise bezeichnen

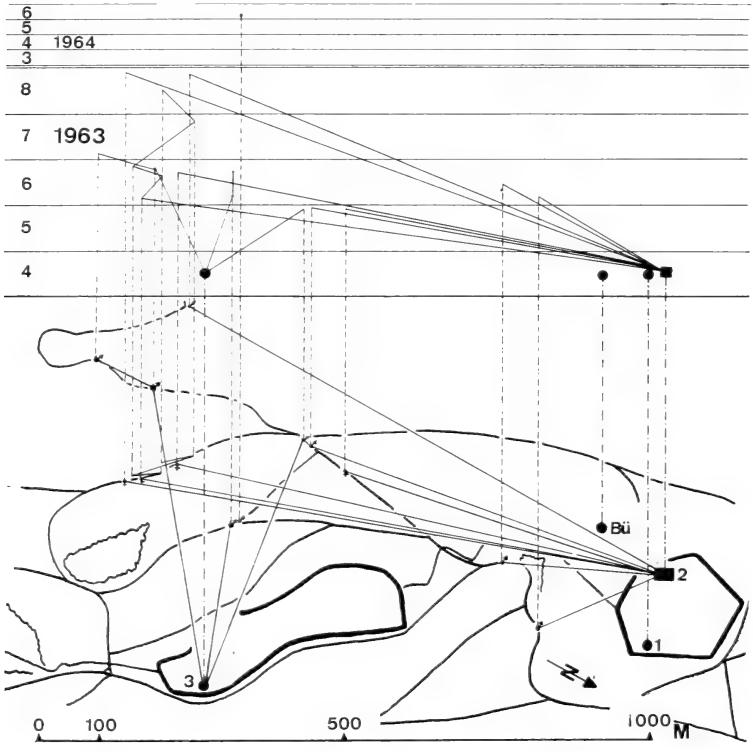


Abb. 14.

Wiederfänge in den Sommerquartieren von in der LZ 1963 markierten 2er Kröten (Raum-Zeit-Tabelle). In 2 (Viereck) markierte Kröten: Versuche 70 (n = 146); Verfrachtungen von 2 aus (Aussetzungsorte = Punkte): 1: Versuch 67 (n = 20; kein WF); Bü: Versuch 66 (n = 40; kein WF); 3: Versuch 68 (n = 40).

Aussetzungsorte während der LZ von 1 oder 5 aus verfrachteter Kröten. 3 WF von Bü und 1 WF von 8 belegen die richtungsmässige Kompensation einer in der LZ erfolgten Verfrachtung während der Wanderung ins Sommerquartier. Eine bei 58 ausgesetzte Kröte zieht dagegen nach 8. Auch die Verfrachtungsdistanz in bezug auf das Sommerquartier wird ausgeglichen: Eine bei 58 Waldrand ausgesetzte Kröte zieht besonders weit nach Südsüdosten; die 2 WF der im LP 3 eingesetzten 1er Kröten machen nur kurze Wanderungen.

In Abb. 13b) sind die Sommerquartiere der 3er Kröten (schwarze Punkte bei 3 und 17) eingetragen (Methode wie oben): Die Sommerquartiere der 3er Kröten überschneiden sich demnach vollständig mit denen der 1er Kröten, weshalb die Wanderungen ins Sommerquartier durchschnittlich kaum halb so lang sind, wie die der 1er Kröten. Die WF aus den Verfrachtungen zu 8 und 2 zeigen eine Kompensation der Richtung, die WF aus den Verfrachtungen zu 7, 5 6, 5, sowie in die LP 1 und 2 zeigen die Kompensation der Verfrachtungsdistanz: diese nordwestlich verfrachteten Tiere wandern durchschnittlich mehr als doppelt so weit wie in 3 und auf 17 unverfrachtet markierte, ähnlich wie unverfrachtete 1er und 5er Kröten, um in die typischen Sommerquartiere zu gelangen.—Der schwarze Punkt bei 16 bezeichnet den Aussetzungsort unverfrachteter Kröten der neuen Population auf 16. Die 3 Sommer-WF bei 7 und 5 weisen in Gebiete, die z.B. von 1er und 3er Kröten im Sommer gemieden werden, was ebenfalls für die Autonomie der neuen Population bei 16 spricht.

In Abb. 14 sind die Sommerquartiere der in der LZ unverfrachtet im LP 2 markierten Kröten angegeben: die südlichen Waldpartien werden bevorzugt. 3 WF der in der LZ in den LP 3 versetzten Kröten zeigen die Kompensation der Verfrachtungsrichtung: sie müssen rechtwinklig zur üblichen Richtung abwandern, um in ihre Sommerquartiere zu gelangen. Von den Aussetzungspunkten Bü und 1 gab es keine Sommer-WF.

In Abb. 9 sind die WF von 2 am Ende der LZ 1965 durchgeführten Verfrachtungen aus LP in atypische Sommerquartierräume dargestellt: In Versuch 110 wurden 100 Kröten aus dem LP 1 zu 28 (Punkt) verfrachtet. 28 liegt von 1 aus in der typischen Richtung, distanzmässig aber am äussersten Ende der von 1er Kröten natürlicherweise besetzten Sommerquartiere (Vgl. Abb. 13a). Die meisten der 100 verfrachteten Kröten werden sich noch nie bei 28 aufgehalten haben. Im September 1965 machte ich 2 WF am Aussetzungspunkt, zu Beginn der Wanderzeit 1966 nochmals 2 WF. Diese Kröten hatten offenbar die Herbstwanderung 1965 nicht mitgemacht. In der LZ 1966 wurde 1 Tier in 3 am falschen LP (Fehlerquelle 7), eines in 1 und 3 auf der Anwanderung über 5 zu 1 wiedergefangen (richtiger LP-Bezug).

In den Versuchen 113 a, b wurden am Ende der LZ 1965 207 Kröten aus dem LP 3 zu 12 (Dreieck) verfrachtet. Die Gegend um 12 wird nur selten von einer 3er Kröte als Sommerquartier aufgesucht (Abb. 13b). In den auf die Aussetzung folgenden Sommermonaten wurden 4 WF in den für 3er Kröten typischen Sommerquartier-Räumen gemacht, 3 weitere Kröten bewegten sich ebenfalls in dieser die Verfrachtung kompensierenden Richtung. Obschon sich die meisten in 3 fangbaren Kröten noch nie bei 12 aufgehalten haben werden, stellten sich in der folgenden LZ 4 WF am richtigen LP 3 wieder ein, 1 wurde im falschen LP 1 wiedergefangen (Fehlerquelle 7).

Die kleine Verfrachtung Nr. 111 von 1 zu 12 brachte nur einen WF am Tage nach der Aussetzung am Aussetzungsort.

Folgende 2 Verfrachtungsserien wurden innerhalb der Sommerquartiere selbst durchgeführt: Vom 19.5 bis 9.7.64 verfrachtete ich an 7 Abenden insgesamt 46 Kröten von der Strassenschleife 11-12-13 zu Punkt 24 (Abb. 15). Bei 11-12-13 leben im Sommer vorwiegend Kröten der LP 1,2 und 4, am neuen Ort 24 vor allem 1^{er} und 3^{er} Kröten. 2 WF wurden in der Ortstreue-Phase des gleichen Sommers (bis ca. August) in der Nähe der Aussetzungsstelle gemacht, ein WF bewegte sich im September in Richtung der Weiher, ein WF wurde Ende September am genauen Fangort auf 11 wiedergefunden. In der LZ 1965 gab es 2 WF in 1, einen WF in 4 und 1 WF in der Nähe von 4. Tier 3223, das einen Monat nach der Verfrachtung noch an der Aussetzungsstelle war, wurde in der LZ 1965 offenbar auf der Wanderung zu 1 auf 16 gefangen, im Mai 1965 nochmals: am genauen Fangort vom Sommer 1964 bei 12.

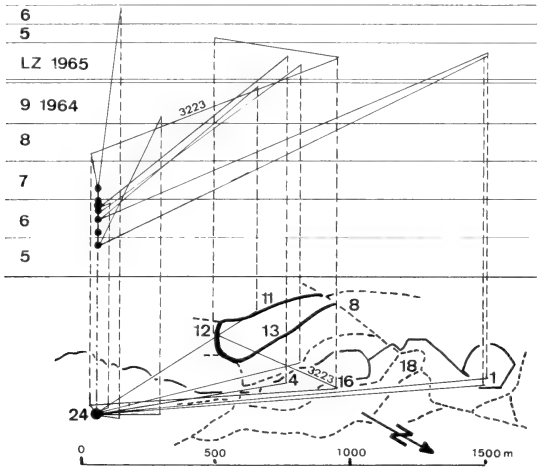


Abb. 15.

Verfrachtungen im Sommer. Vom 19.5.—9.7.1964 aus ihren Sommerquartieren bei 11-12-13 (betont) zu 24 verfrachtete Kröten (n = 46) und sämtliche WF bis Juni 1965 (Raum-Zeit-Tabelle).

Vom 19.5. bis 9.7.1964 wurden an 7 Abenden insgesamt 41 Kröten von 22-23-24 zu Punkt 83 verfrachtet (Abb. 16). Die Strecke 22-23-24 enthält Sommerquartiere der 1^{er} und 3^{er} Kröten (vgl. Abb. 13), ebenso der Aussetzungspunkt bei 83, der jedoch am distalen Rand des Sommerquartier-Raumes liegt. Während der Ortstreue-Phase des gleichen Sommers wurden 3 Individuen am Aussetzungsort wiedergefangen, eines davon 2 mal. Eines dieser Tiere wanderte im August in Richtung der LP (WF auf 16), ein anderes wurde im September auf der Sammelstrecke, ca. 100 m vom genauen Fangort entfernt wiedergefangen. In der LZ 1965

erschienen 2 Tiere in 3, eines auf 17; in der folgenden Ortstreue-Periode (Mai 1965) wurde eines auf der Sammelstrecke wiedergefangen.

Weitere Fälle von mehrjähriger Sommerquartier-Treue:

1 ♂ wurde im Juli 1963 in seinem Sommerquartier bei 22 (z.B. Abb. 16) markiert. Als es in der LZ 1964 auf 17 wanderte, wurde es wiedergefangen und irrtümlich im Auto 300 m östlich von LP 3 verfrachtet, wo ich es freiliess. Ende September 1964 fand ich das ♂ wieder am genauen Erstfangort auf 22 (Sommerquartier- Finden nach Verfrachtung während der Laichwanderung).

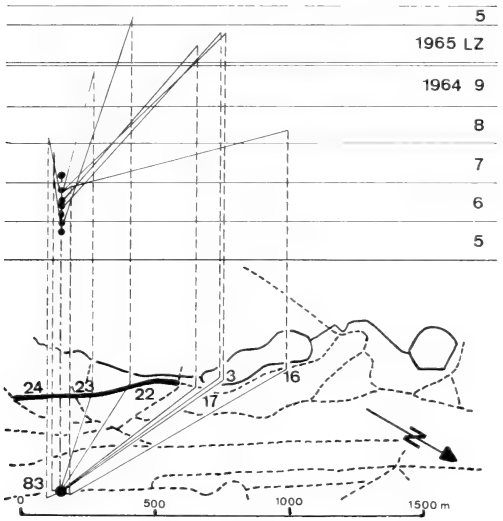


ABB. 16.

Verfrachtungen im Sommer. Vom 19.5.—9.7.1964 aus ihren Sommerquartieren bei 22-23-24 (betont) zu 83 verfrachtete Kröten (n = 41) und sämtliche WF bis Mai 1965 (Raum-Zeit-Tabelle).

1 ♂ hatte im Juni 1963 das Sommerquartier bei Kreuzung 8/13 (z.B. Abb. 15). In der LZ 1964 erschien es im LP 3, im Juni 1964 wurde es am genauen Erstfangort 8/13 wiedergefangen.

1 ♀ wurde im Juli und August 1963 auf 22 im Sommerquartier 2 mal gefangen, in der LZ 1964 am LP 1, im August 1964 wiederum auf 22, 1250 m von 1 entfernt.

1 ♂ wurde im Juni/Juli 1963 bei 24 (z.B. Abb. 15) 2 mal im Sommerquartier gefangen, in der LZ 1964 am LP 3, im Juli 1964 wieder am genauen Erstfangort bei 24.

1 ♀ wurde im Mai/Juni 1964 3 mal im Sommerquartier bei 23 gefangen, im April 1965 auf 18 (z.B. Abb. 15) bei der Abwanderung von 1, im Juni/Juli 1965 2 mal im ursprünglichen Sommerquartier bei 23.

Rückkehr ins gleiche Sommerquartier von zwischen 2 Sommern auf der Herbst- oder Frühjahrswanderung abgefangenen Kröten, WF auf der Rückkehr in der gleichen Richtung aus der die Kröten aus dem Sommerquartier aufgebrochen waren, bei der Abwanderung vom LP, sowie mehrjährige Sommerquartier-Treue von Individuen, bei denen eine dazwischenliegende LP-Wanderung nicht nachzuweisen war, konnte noch bei mehreren anderen Individuen beobachtet werden. (Wiederfänge von Sommer zu Sommer sind relativ selten, weil die Kröten in den Sommerquartieren mit Meerschweichenohrmarken gekennzeichnet wurden, die meistens nicht ein volles Jahr halten).

Interpretation: Die Kröten der zu den verschiedenen LP gehörenden Populationen haben populationstypische Sommerquartier-Räume. Die Sommerquartierräume verschiedener Populationen können sich bis vollständig überlagern. Verfrachtungen während der LZ—auch in für die Kröten höchstwahrscheinlich unbekanntes Gebiet, z.B. von 5 zu Bü und in fremde LP—werden bei der Wanderung in die Sommerquartiere sowohl distanz- als auch richtungsmässig kompensiert, was dafür spricht, dass die einzelnen Individuen gerichtet in individuelle Sommerquartiere wandern. Das Wiederfinden individueller Sommerquartiere nach der natürlichen LP- Wanderung über durchschnittlich 500—1500 m Distanz, nach Verfrachtungen auf der Laichwanderung oder während der Orstreue-Phase im Sommer, auch aus höchstwahrscheinlich unbekanntem Gebiet, konnte bei 9 Individuen direkt nachgewiesen werden; bei andern ist es wahrscheinlich. Aus LP in den meisten Kröten unbekannte Sommerquartiere verfrachtete, sowie im Sommer während der Ortstreue-Phase in ihnen wahrscheinlich unbekannte Sommerquartiere verfrachtete Tiere finden in der folgenden LZ den LP; die während der Ortstreue-Phase (Mai bis August) verfrachteten Kröten nehmen die Rückwanderung ins eigene Sommerquartier jedoch erst im Herbst oder im Frühling nach einem LP-Aufenthalt auf.

Weil es höchst unwahrscheinlich ist, dass im 4 km² umfassenden Landforst ein bestimmtes Sommerquartier zufällig wiedergefunden wird, enthält das Aufsuchen der Sommerquartiere wie die LP-Wanderung ein Orientierungsproblem. Die Zufallshypothese für das Wiederfinden bestimmter Sommerquartiere verliert auch dadurch an Wahrscheinlichkeit, dass die Kröten in den erwähnten Versuchen durch die Wahl des Aussetzungsortes gezwungen wurden, einen Wechsel von in bezug auf den Krebsbach rechts gelegenen in links gelegene Sommerquartiere, und umgekehrt, vorzunehmen, um ins eigene Sommerquartier zu gelangen. Solche Seitenwechsel kamen bei den mehreren Tausend in Sommerquartieren unverfrachtet markierten Kröten ausser zwischen 8 und 5 spontan so gut wie nie vor. Die nicht verfrachteten Kröten pendeln in der Regel saisonweise zwischen einem Sommerquartier und einem LP hin und her. Dieses Verhalten könnte zur Hypothese verleiten, das LP-Finden und die Rückwanderung ins Sommerquartier sei eine Frage des „bekannten Weges". In Wirklichkeit gestattet gerade dieses Verhalten

den Nachweis, dass die Kröten auch aus unbekanntem Gebiet sowohl zum LP als auch zum Sommerquartier orientiert sind, denn die den Umfang des einer Kröte bekannten Gebietes einschränkende Pendelbewegung erlaubt die Annahme, dass bestimmte Aussetzungspunkte für bestimmte Krötengruppen höchstwahrscheinlich unbekanntes Gebiet sind.

Wie in HEUSSER (1968c) erwähnt, gibt es für die einheimischen Kröten etwas wie „Konventionen" dafür, welche Stellen innerhalb des gesamten Sommerquartierraumes (Landforst) bevorzugt resp. gemieden werden. Als „Tabu-Stellen", wo nur höchst selten eine Kröte im Sommer gefunden wird, sind die Laichplatzumgebung (z.B. Strasse 5 für 1^{er} Kröten, nicht aber für 16^{er} Kröten, s.Abb. 13), sowie die Strassenstücke 16 und 95 bekannt. Die in den Sommern nach der Einsetzung wiedergefangenen Ortsfremden (Abb. 11) richten sich nicht nach diesen Konventionen, da sie sie offenbar nicht kennen: von den wenigen WF wurde 1 auf 95, 3 auf 5 (wovon 1 mehrmals) und 3 auf 16 gemacht. Seitenwechsel in bezug auf den Krebsbach (bei Einheimischen höchst selten spontan) zeigen beide Individuen die an verschiedenen Orten wiedergefangen wurden.

8. DIE ANFANGSORIENTIERUNG

Da Verfrachtungsversuche verschiedenen Fehlerquellen unterworfen und materialmässig wie zeitlich aufwendig sind, ist zu prüfen, ob schon die Abwanderrichtung der Kröten vom Aussetzungsort aus eine Orientierung zum Ziel anzeigt.

A. ANFANGSORIENTIERUNG VERFRACHTETER GRUPPEN

Weil das Strassennetz in der LP-Umgebung während der LZ abends zwischen 1930h und 23h, wann die Kröten am zügigsten wandern (HEUSSER, 1968c) intensiv kontrolliert wurde, waren viele markierte Kröten auf der Abwanderung vom Aussetzungsort auf den Strassen zu fangen. Diese WF erlauben es zu sehen, ob die Anfangsorientierung mit der Richtung zum schliesslich gewählten LP übereinstimmt.

Auf den Abb. 3—8 stimmt die Abwanderrichtung vom Aussetzungsort in manchen Fällen gut mit der LP-Wahl überein, in andern weicht sie völlig davon ab. Folgende Umstände beeinflussen die Anfangsorientierung unabhängig von der LP-Wahl:

Die Kröten überwintern im Wald. Der Waldrand wirkt besonders zu Beginn der Laichwanderung und bei kühlem Wetter wie eine Schwelle, die nur gegen einen Widerstand überschritten wird. Ausserdem ist die Wanderung zu Beginn und bei kühlem Wetter noch nicht zügig; manche Kröten stehen an den ersten Wanderabenden auf den Strassen herum und ziehen sich bei kühlem Wetter wieder in den Wald zurück. Innerhalb des Waldrandes können Stauungen von Kröten entstehen, die

sich nicht ins offene Gelände hinaus wagen. Manche biegen nach dem Verlassen des Waldes zu diesem ab und ziehen dem Waldrand entlang, wobei Abweichungen von der Richtung zum LP bis zu 90° vorkommen. Einige Abende später und bei warmem Regenwetter verlassen die Kröten den Wald zügig und steuern direkt auf den LP los (vgl. HEUSSER, 1968c).

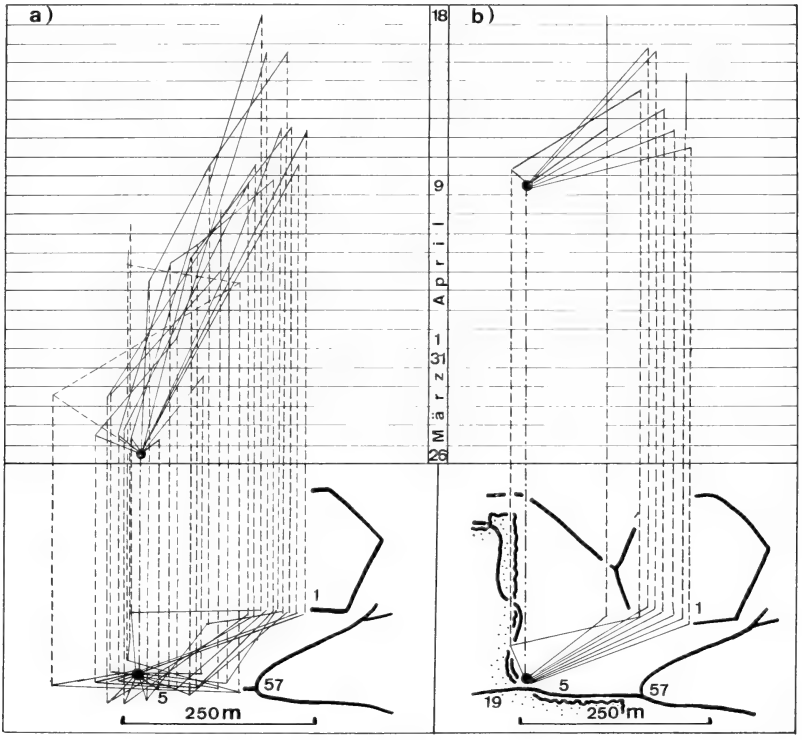


ABB. 17.

Anfangsorientierung und WF am LP 1 von je 20 "früh" (a: 26.3.63., Versuch Nr. 34a) und "spät" (b: 8./9.4.63., Versuch Nr. 37c) über 5 anwandernden ♂♂: die früh anwandernden ziehen dem Waldrand entlang; die spät anwandernden suchen den LP direkt auf.

In Abb. 17a) und b) ist das Abwanderungsmuster und die WF am LP 1 der Versuche 34 a und 37 c dargestellt. In beiden Versuchen wurden 20 über 5 anwandernde ♂♂ markiert und auf 5 wieder freigelassen. Die „früh" gefangenen (26.3.) wurden ohne Retardation und Eingriff wieder freigelassen; die „spät" gefangenen (8.4.) wurden nach 1 Tag Retardation am 9.4. wieder ausgesetzt; zudem wurden ihnen beide Nervi olfactorii durchtrennt. Von den früh ausgesetzten (Abb. 17a) wurden 8 von 10 später am LP 1 wiedergefangenen Tieren sowie einige andere in den Nächten nach der Aussetzung dem Waldrand entlang laufend oder bei der Rückkehr in den Wald gefunden; 1♂ wanderte am Waldrand hin und her (Zick-

zacklinie im Kalender). Bis zum 7.4. lässt sich die LP-Zugehörigkeit dieser Kröten auf Grund des Abwanderungsmusters nicht vermuten. Von der erst am 9.4. ausgesetzten Gruppe gab es trotz des Eingriffs nur 1 WF an dem auf die Aussetzung folgenden Abend auf 5; die übrigen Tiere wanderten direkt zum LP 1, denn die Wanderung war inzwischen zügiger geworden. Auch einige der von 1 zu 5 verfrachteten Kröten (Abb. 7) zeigen diese Tendenz zum Wald. Bei den über 8 zu 1 und 2 ziehenden Kröten (Abb. 2 und 3) ist die Wanderung dem Waldrand entlang auch bei zügiger Wanderung normal, weil der Waldrand in der Richtung zu den LP verläuft. Bei den von 8 zu 5 verfrachteten Kröten (Abb. 5) fiel auf, dass viele wiederum dem Waldrand entlang liefen, was hier einen Umweg bedeutet. Als 8er Kröten zu 58 verfrachtet wurden (Abb. 5) zogen einige zunächst dem Waldrand entlang nach Westen, was sie geradezu vom LP weg führte; erst spätere WF wiesen in Richtung der LP. Die bei 58 ausgesetzten Kröten hätten auch bei der Rückwanderung zum LP von Anfang an am Waldrand bleiben können. Diese Tendenz liess vermuten, dass die von 8 stammenden Kröten bei 58 durch die Erinnerung an die Landschaftssituation bei 8 irregeführt wurden, indem sie zunächst die Wanderung mit der Erwartung „Waldrand rechts" fortsetzten.

Um die Hypothese zu prüfen, ob die Waldkulisse als gegebenenfalls irreführende Leitlinie wirken kann, verfrachtete ich auch Kröten von 8 zum ähnlich verlaufenden Waldrand bei Br. (Abb. 5). Weil die Kröten nach der Markierung mit Meerschweinchenohrmarken oder Zehenamputationen in den ersten Minuten nach der Aussetzung, besonders wenn sie dicht gedrängt verfrachtet wurden, desorientiert sternförmig auseinanderlaufen und ich hier die Anfangsorientierung schon in den ersten Minuten und Stunden nach der Verfrachtung beobachten wollte, wurden diese Kröten unmittelbar nach dem Fang bei 8 in grossen, flachen, gedeckten Kartonschachteln, in denen sie keine Knäuel bilden konnten, zu Br verfrachtet und erst bei der Freilassung mit einem Farbtupf („FT") markiert (Versuch 54). Auch bei Br wanderten die meisten Kröten in den ersten Minuten und Stunden nach Norden, als ob sie in Fortsetzung der Wanderung bei 8 den Waldrand weiterhin rechts erwarten würden.

Es gibt noch eine andere typische Landschaftssituation, die die Kröten in ähnlicher Weise irreführen kann: Die aus dem südöstlichen Wald über 5 zu 1 anwandernden Kröten verlassen den Wald ausser zu Beginn der Wanderzeit und bei kühlem Wetter direkt in Richtung zu 1. Von den von 5 zu Bü verfrachteten Tieren wurden einige an den Abenden nach der Aussetzung in der Gegenrichtung des LP auf 9 wiedergefangen (Abb. 4); eines davon kehrte nachweislich in der gleichen LZ um und erreichte den LP 2. Der Aussetzungspunkt Bü liegt hinter der Krete eines kleinen Hügelzuges, die sich nachts als Silhouette, ähnlich wie ein Waldrand, vom Himmel abzeichnet. Es wäre möglich, dass die in der falschen Richtung wandernden Kröten ihre Wanderung nach dem Prinzip „bergab" wie bei 5 oder „aus dem Wald ins Helle" wie bei 5 fortsetzten, wobei am Ort Bü die Silhouette

der Krete für Wald genommen würde. Um diese Hypothese zu prüfen, führte ich die Farbtupfversuche (FT) bei 7 und östlich von 58 (Abb. 4) durch. Die Kröten, dieser Versuche (Nr. 45 und 47) wurden am 9.4. und 10.4. gesammelt, also „spät", als die 5er Kröten nicht mehr dem Waldrand entlang wanderten, sondern den Wald in direkter Richtung zum LP verliessen (vgl. Abb. 17b). Es wurden nur Kröten verwendet, die hinter dem geraden, in nördlicher Richtung verlaufenden Strassenstück (auf Abb. 4 zwischen der Zahl 5 und der Haarnadelkurve 57) noch wenige Meter innerhalb des Waldrandes in Richtung 1 zeigend anwanderten. Die in flachen, gedeckten Kartonschachteln innerhalb ¼ h nach dem Fang verfrachteten Kröten wurden bei der Freilassung bei 7 und 58 mit Farbtupfen markiert. Die Aussetzungsorte lagen ebenfalls einige Meter innerhalb eines Waldrandes. Die FT-WF zeigen, dass diese Kröten in den folgenden beiden Nächten „aus dem Wald ins Helle" wanderten, wie sie es bei 5 getan hätten, und damit wegen der Verfrachtung am LP 1 vorbei wiesen. Innerhalb des Waldes wurden die WF durch streifenweises Abschreiten gesucht (man hört die Kröten auch im Laub rascheln); die punktierten Zonen in Abb. 4 markieren intensiv kontrollierte Gebiete, in denen keine WF gemacht wurden. Bei den östlich von 58 ausgesetzten Kröten begannen in der 3. Nacht einige die Richtung zum LP 1 einzunehmen.—Ein FT-Versuch im offenen Feld zwischen 8 und 9 (Nr. 55 Abb. 4) brachte zuwenige WF, weil die in einigem Abstand um den Aussetzungsort herum aufgestellten 4 rechtwinkligen Gazefallen von 10 m Schenkellänge gestohlen wurden.

Die Abwanderungmuster der von 17 aus zu 8, 7 ♀, 5/6 und 5 verfrachteten Kröten (Abb. 6) zeigen anderseits, dass die Abwanderrichtung für die LP-orientierung bezeichnend sein kann. Die Abwanderungsmuster dieser vorwiegend zum LP 3 gehörenden 17er Kröten unterscheiden sich stark von den Abwanderungstendenzen der zum GW gehörenden 5er (Abb. 2, 3, 4, 17) und 8er (Abb. 2, 3, 5) Kröten. Am eindeutigsten kompensieren die bei 8 und 5/6 innerhalb des Waldes ausgesetzten Tiere die Verfrachtung. Die Abwanderungsmuster von 7 ♀ und 5 aus scheinen einem Kompromiss zwischen der Richtung zum Heimat-LP 3 und der Tendenz, einem Waldrand entlang zu laufen, zu entsprechen (der Wald zwischen 5 und 17 wurde nicht kontrolliert).

Bei den Versuchen 1-4 (Abb. 7 und 8), wurden aus den LP stammende Kröten nach bis zu 2 Tagen Retardation am Tag bei WM und SM ausgesetzt. Bereits die in den ersten Stunden nach der Aussetzung gemachten, wenige Meter vom Aussetzungspunkt entfernten WF zeigen die LP-Richtung teilweise gut an.

B. Versuche mit offener Arena

Um die Anfangsorientierung besser kontrollieren zu können, verwendete ich auch achteckige Arenen von 1 m Durchmesser und 20 cm Höhe, die aus 8 Sperrholzwänden + 8 Torpfosten, die auf Bodenhöhe einen 5 cm hohen Durch-

gang enthalten, bestehen. Diese Arenen können auf einen Holzboden oder direkt auf eine Strasse gestellt werden. Die 16 Wandelemente wurden vor jedem Versuch in zufälliger Anordnung zusammengesetzt. Um die Arena herum läuft ein Linolstreifen von 15 cm Höhe in 10 cm Wandabstand, der den Kröten die Sicht aus den Toren verwehrt. Die Kröten wurden einzeln in der Mitte der Arena eingesetzt, wobei die Einsetzungsrichtung im Uhrzeigersinn für jeden Lauf von Tor 1 zu 8 rotierte. Die Kröten wurden in gedeckten Schachteln mit Einzelkompartimenten sehr sorgfältig vom Fangort zur Arena getragen und dort Minuten bis 2 Stunden nach dem Fang—alle nachts zwischen 20h und 23h—getestet. Bei dieser Behandlung wirkte sich der Fangschreck insofern nicht auf die Anfangsorientierung aus, als die Summe aller Läufe in bezug auf die Einsetzungsrichtung als wahrscheinliche Fluchtrichtung eine Zufallsverteilung ergibt.

In Abb. 18 sind die Läufe in den offenen Arenen in der LZ 1964 sowie einige aus der LZ 1965 dargestellt. Der mitten durch die Arena laufende Waldrand bedeutet, dass die Arena an einem Waldrand steht und von den Baumkronen noch überschatten wird. Am Ort B steht die Arena innerhalb des Waldes, der helle Waldrand ist sichtbar. Bei D steht die Arena frei, die Waldkulisse ist sichtbar. Die in Versuch a bei A verwendeten 5er Kröten stammen vom nördlich verlaufenden Waldrand und zeigten beim Fang in Richtung 1 (Doppelpfeil); sie setzen in der Arena ihre natürliche Wanderrichtung fort und weisen damit zum LP 1.

In Versuch b wurden an der gleichen Stelle 8er Kröten eingesetzt, die parallel zum Waldrand bei 8 in Richtung 1 wanderten. Sie halten in der Arena den gleichen Winkel zum „Waldrand rechts" ein wie auf 8 und weisen damit am LP vorbei. In der Situation A [1] wurde die Arena unmittelbar nördlich der Waldecke, nur wenige Meter von A entfernt aufgestellt, so dass die Baumkronen aus südöstlicher Richtung über die Arena ragten. Die „aus dem Wald ins Helle" wandernden 5er Kröten zeigen vor allem vom Wald weg und damit mehrheitlich am LP vorbei.

In der zwischen den beiden Weihern aufgestellten Arena bei B (entspricht 5/6) wurden sowohl 5er als auch 17er Kröten getestet. An beiden Fangorten zeigen die Tiere auf der Wanderung „aus dem Wald ins Helle", ebenso in der Arena, was für die 5er Kröten zufällig einen guten LP-Bezug (Richtung 1) bedeutet, die 17er Kröten dagegen in die ihrem LP 3 entgegengesetzte Richtung bringt.

In Versuch f bei C, hinter dem Hügel Bü getestete 5er Kröten zeigen nach Norden und Westen. Sie streben wahrscheinlich teils von der Silhouette Bü weg, teils auf den Lichtschein über dem Weiler Gattikon zu (vgl. Abb. 1), also an den LP 1 und 2 vorbei.

In Versuch g streben nördlich des GW bei D angesetzte 5er Kröten nach Südwesten, von der nordöstlichen Waldecke weg und damit am LP 1 vorbei.

Bei 17 am WW in der Situation E getestete 5er und 17er Kröten (h und i) weisen entsprechend ihrer Anwanderrichtung vom Waldrand weg, was hier für

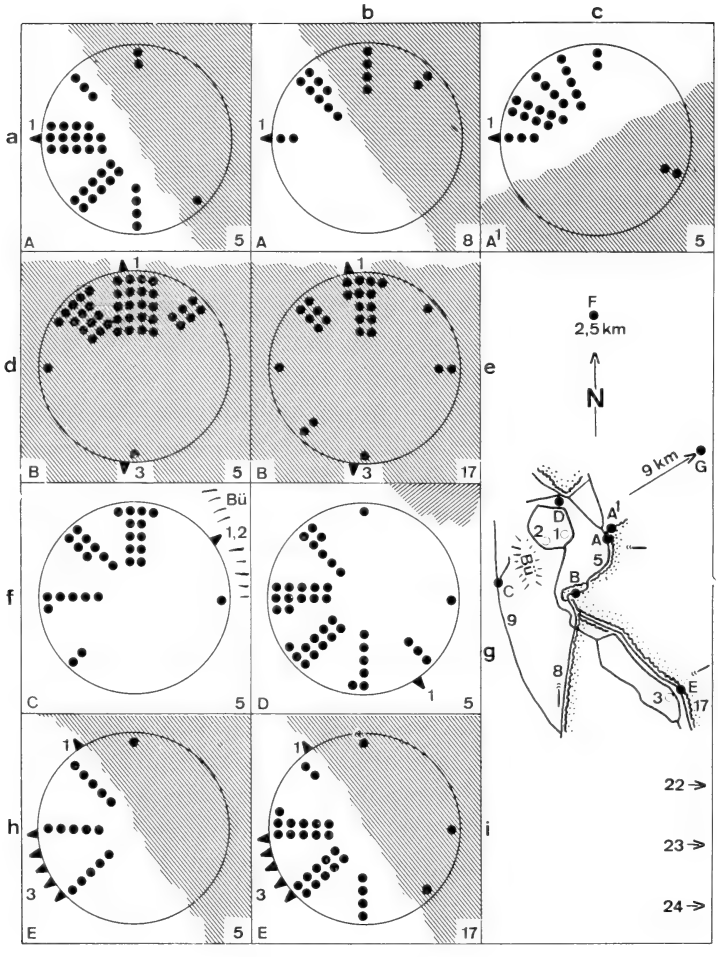


Abb. 18.

Läufe in der offenen Arena. Schraffur = Waldrand, Punkte = Einzelläufe der Kröten, Pfeile = Richtung der LP, A—E unten links = Standort der Arena, Zahlen unten rechts = Herkunft der Kröten.
a) 34 Läufe (L.) von 5er Kröten (3 L. 22.3.64., bewölkt, 11 L. 24.3. bedeckt, Regen, 20.L. 25.3. bedeckt, Regen). b) 16 Läufe von 8er Kröten (2.4.64. stark bewölkt). c) 25 Läufe von 5er Kröten (5 L. 27.3.65. bedeckt, Regen, 20 L. 28.3.65. bewölkt) .d) 42 Läufe von 5er Kröten (22 L. 31.3.64. bedeckt, 20 L.3.4.64. leicht bewölkt). e) 26 Läufe von 17er Kröten (16 L.3.4.64. leicht bewölkt, 10 L. 4.4.64. bedeckt, Regen). f) 29 Läufe von 5er Kröten (alle L. 1.4.64. bedeckt). g) 41 Läufe von 5er Kröten (30 L. 30.3.64. bedeckt, Regen, 11 L. 10.4.64. klar). h) 16 Läufe von 5er Kröten (alle 9.4.64. klar). i) 30 Läufe von 17er Kröten (alle L. 8.4.64. bedeckt).
Rechts: Legende für alle Arenenversuche: Offene Kreise = LP 1—3, Punkte = Standorte der Arenen (F und G nur gedeckte Arenen), Doppelpfeile = Wanderrichtung der Kröten am Fangort, Zahlen = Strassenstücke, auf denen Kröten gefangen wurden.

die 17er Kröten zufällig eine gute LP-Weisung zu 3, für die 5er Kröten dagegen eine Missweisung bezüglich des LP 1 ergibt.

Diese Ergebnisse über die Anfangsorientierung liessen sich in andern Jahren gleichsinnig reproduzieren, sie fielen nicht anders aus, wenn die Arena bei gleichem Durchmesser 1 m hoch war (auf 5) oder statt mit Toren versehen nur aus einem kreisförmig ausgelegten 15 cm hohen Linolstreifen auf einem Boden mit 16er Einteilung bestand (einige Läufe in dieser Arena in Versuch c). Die Läufe in der Arena bestätigen die bei Gruppenverfrachtungen gefundenen Tendenzen: Die Kröten erwarten eine bestimmte Landschaftssituation wie „Wald rechts" oder „vorn hell", in der sie bisher gewandert sind, auch nach einer Verfrachtung bis auf weiteres, wodurch Missweisungen in bezug auf die Lage des LP entstehen. Besonders Waldränder können auf diese Weise die Kröten eine Zeit lang irreführen. Später scheinen die Kröten dann zu merken, dass etwas nicht stimmt und kompensieren die Verfrachtung richtungsmässig (z.B. Abb. 4: 5er Kröten bei Bü, 8er Kröten auf 5 und bei 58). Auch die früh bei kühlem Wetter auf 5 dem Waldrand entlanglaufenden 5er Kröten korrigieren ihre Route spätestens an der Waldecke bei der Haarnadelkurve 57 mit einer Wendung um fast 90° (Abb. 17 a)).

C. Versuche mit gedeckter Arena

Die gleiche oben beschriebene, aus 16 Wandelementen bestehende Arena konnte mit einem Sperrholzdeckel, in dessen Mitte ein verschliessbares Einlassloch ausgespart war, verwendet werden. Die wie oben erwähnt transportierten Kröten wurden einzeln durch die Deckenöffnung fortlaufend zu einem der Ausgänge 1-8 zeigend in die Mitte der Arena gesetzt, worauf die Einlassöffnung geschlossen wurde. Auch hier fällt der Fluchttest (Summierung der Richtungsläufe in bezug auf die Einsetzungsrichtung) negativ aus.

In Abb. 19 sind alle Läufe in der gedeckten Arena im Freien sowie einige unter andern Bedingungen durchgeführte Versuche der LZ 1964 dargestellt: 5er Kröten bevorzugen an den Orten A, B, D und E mehr oder weniger stark die Richtung zum LP 1; bei C ist die Verteilung zufällig. Während bei C, D und E die 5er Kröten in der offenen Arena irregeführt sind, kompensieren bei D und E z.T. die gleichen in der oben abgeschlossenen Arena laufenden Individuen sinngemäss zum LP. Das tun auch 17er Kröten zwischen den beiden Weihern bei B (Versuch c), so dass die z.T. gleichzeitig getesteten 5er und 17er Kröten in der gedeckten Arena sinngemäss in entgegengesetzte Richtungen zeigen (Versuche b und c), während z.T. die gleichen Individuen in der oben offenen Arena am gleichen Ort alle nach Norden, die 17er Kröten also falsch zeigen.

In den Versuchen h bis l wurde die gedeckte Arena in zwei Innenräumen aufgestellt: F ist ein Innenraum in Rüschlikon, 2,5 km nördlich vom GW (vgl. Abb. 18); G ist ein Kellerraum auf der Forch, 9 km nordöstlich vom GW. In

Versuch i weisen die Kröten in der gedeckten Arena im Kellerraum aus 9 km Entfernung am Fangabend und am folgenden Abend zum LP. Am Nachmittag zwischen diesen Abenden weisen die gleichen Kröten in die Gegenrichtung (Versuch k). Bei F und G zeigten an 2 Abenden z.T. die gleichen Individuen in alle Richtungen mit Ausnahme der Richtung zum LP (Versuche h und 1).

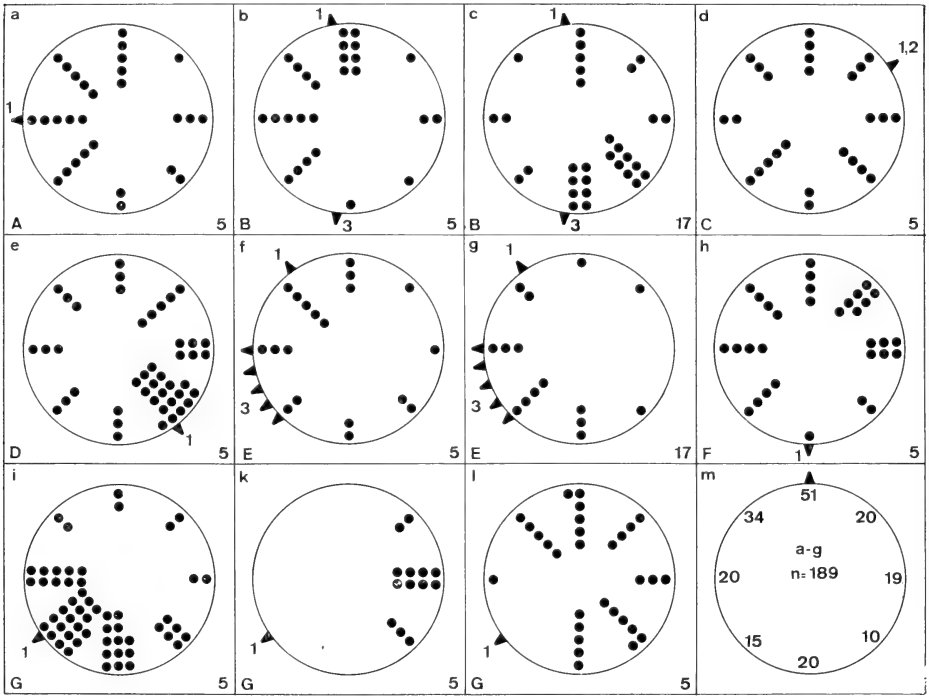


Abb. 19.

Läufe in der gedeckten Arena 1964. Punkte = Einzelläufe der Kröten, Pfeile = Richtung der LP, A—G unten links = Standort der Arena, Zahlen unten rechts = Herkunft der Kröten. (vgl. Planskizze in Abb. 18).
a) 28 Läufe von 5^{er} Kröten (2 L. 22.3., 8 L.25.3., 18 L.24.3.). b) 26 Läufe von 5^{er} Kröten (13 Läufe 31.3., 13 Läufe 3.4.). c) 31 Läufe von 17^{er} Kröten (13 L. 3.4., 18 L. 4.4.). d) 26 Läufe von 5^{er} Kröten (alle 1.4.). e) 44 Läufe von 5^{er} Kröten (32 L. 30.3., 12 L.10.4.).f) 19 Läufe von 5^{er} Kröten (alle 9.4.). g) 15 Läufe von 17^{er} Kröten (alle 8.4.). h) 32 Läufe von 5^{er} Kröten (Innenraum F, Abende, 20 L. 2.3., 12 L.5.4.). i) 55 Läufe von 5^{er} Kröten (Innenraum G, Abende, 33 L. 29.3., 22 L. 30.3.). k) 13 Läufe der gleichen 5^{er} Kröten wie bei i) am Nachmittag (1630-1717 h) des 30.3.). l) 30 Läufe von 5^{er} Kröten (Innenraum G, Abende, 20 L. 5.4. mit gleichen Kröten wie bei h), 10 L .6.4.). m) Alle 189 Läufe im Freien (Versuche a-g).

Die Summe aller 1964 im Freien durchgeführten Läufe in der gedeckten Arena (Abb. 19 m) zeigt eine Bevorzugung des dem jeweiligen LP nächstgelegenen Tores. Das Verhältnis der Läufe zu den 3 dem LP nächstgelegenen Toren zu den Läufen in Richtung der übrigen 5 Tore ist wie 105: 84. In der oben geschlossenen Arena sind die Kröten also teilweise besser zum LP orientiert als die in der offenen

Arena oder freilaufend durch Waldränder irregeführten Kröten. Von den frei laufend verfrachteten Kröten kompensieren solche, die innerhalb des Waldes ausgesetzt wurden, die Verfrachtung auf der Abwanderung am besten (Abb. 6). In Innenräumen traten verschiendene Muster auf: Bevorzugung der LP-Richtung (Abb. 19 Versuch i), Bevorzugung der Gegenrichtung (k) und Meiden der LP-Richtung (h und l).

1965 und 1966 wurden die Versuche in z.T. identischen Anordnungen wiederholt: die Ergebnisse von 1964 konnten *nicht* reproduziert werden; sowohl die Summe aller Läufe als auch die Läufe in den Einzelversuchen (mit wenigen

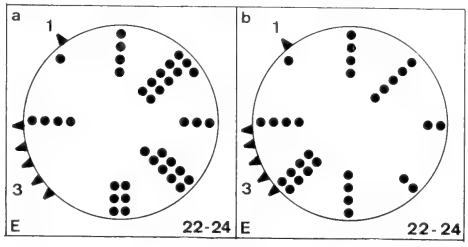


Abb. 20.

Läufe in der gedeckten Arena im Sommer (a) und im Herbst (b) 1964. Legende wie Abb. 18. a) 38 Läufe von 22-24er Kröten (12 L. 31.5., 26 L. 14.6.). b) 30 Läufe von 22-24er Kröten (9 L. 6.9., 21 L. 16.9.).

Ausnahmen) entsprachen einer zufälligen Kreisverteilung. In einigen Versuchen bevorzugten die Kröten zuerst die eine Hälfte der Arena, später die gegenseitige Hälfte. Wenn Verteilungen, wie sie in den Versuchen Abb. 19 h bis 1 vorkamen, innerhalb des gleichen Versuchs auftreten, kann die Summe der Läufe leicht eine Zufallsverteilung ergeben. Möglicherweise entsprechen den verschiedenen Richtungen in bezug auf den LP verschiedene Stimmungen, vergleichbar der Rückwanderung zum Wald zu Beginn der Wanderzeit, bei kühlem Wetter oder bei Tagesanbruch. Da wir bis jetzt kein Kriterium für die Beurteilung der Stimmung der in der Arena laufenden Kröten haben, lässt sich die Laufserie eines Versuchs zeitlich nur willkürlich begrenzen (bei den Versuchen im Freien wurde der Versuch gewöhnlich zwischen 22 h und 23 h abgebrochen, weil die Kröten wegen der sinkenden Abendtemperatur nicht mehr laufen wollten); es ist aber m.E. nicht gestattet, den Versuch dann abzubrechen, wenn sich über ein in bezug auf die LP-Richtung bisher nicht zufälliges Laufmuster plötzlich—ebenfalls gerichtete—Gegentendenzen zu schieben beginnen, die das Gesamtergebnis zufällig werden lassen. Obschon ein Versuchsabbruch im Zeitpunkt eines Richtungswechsels stimmungsphysiologisch vielleicht richtig wäre, würde es sich bezüglich der Frage nach der Orientierung um eine petitio principii handeln. Es müsste also noch ein

Kriterium für die Stimmung der Kröte ausser ihrer Richtungsweisung gefunden werden; das war bis jetzt nicht möglich.

Im Sommer und Herbst 1964 führte ich auch 2 Versuchsserien mit Kröten aus den Sommerquartieren bei 22-24 (Abb. 18 und 20) durch. Auf 22-24 halten sich vorwiegend 1er und 3er Kröten auf. Diese Kröten sind im Sommer ortstreu, im Herbst zu den LP bezogen. Die im Mai und Juni bei E getesteten Kröten (Abb. 20 a) zeigten ein Laufmuster, das nicht leicht zu interpretieren ist: man könnte an eine Bevorzugung der Gegenrichtung zu den beiden LP 1 und 3, zu denen die Kröten wahrscheinlich gehören, denken. Im Herbst an der gleichen Stelle getestete Kröten (Abb. 20 b) zeigten in bezug auf den LP 3 zweipolige Abwanderungstendenzen.

9. HYPOTHESEN UND DISKUSSION

Allen übrigen, die Orientierung der Erdkröte möglicherweise erklärenden Hypothesen ist die *Zufallshypothese* gegenüberzustellen.

Die Annahme, dass die Kröten den LP bei zufälligem Umherirren finden, ist durch die Untersuchungen von BOULENGER (1912), JUNGFER (1943), EIBL-EIBESFELDT (1950), MOORE (1954, Ms.), FRAZER (1953, 1966), KLEINSTEUBER (1964), und HEUSSER (1958 a, b, 1960, 1964) widerlegt. Als kritischer Versuch kann die Einführung Ortsfremder gelten (p. 465, vgl. JUNGFER, 1943, EIBL-EIBESFELDT, 1950, FRAZER, 1966). Folgende Befunde verneinen die Zufälligkeit des LP-Findens besonders klar: Mehrjährige LP-Treue, auch von in der LZ des Vorjahres an einen fremden LP verfrachteten Kröten (Tab. 13, Versuche 26, 71), Rückwanderung zum eigenen LP nach Verfrachtung zu einem fremden LP innerhalb der gleichen LZ (Versuche 5, 6, 22, 23, 24, 62), Bevorzugung bestimmter LP im Zweirichtungsversuch (Versuch 2 im Vergleich zu Versuch 3, Versuch 8 im Vergleich zu Versuch 106).

A. DIREKTE LAICHPLATZ-WAHRNEHMUNG

1. *Visuelle Wahrnehmung des LP.*—Die Hypothese, dass die Kröten den LP, den sie ansteuern, sehen müssten, ist leicht auszuschliessen: ausser von 5 aus LP 1, von 17 aus LP 3 und von 14 aus LP 4 ist von keinem Fang-und Aussetzungort aus einer der LP sichtbar. 1er Kröten wandern an dem von 17 aus sichtbaren LP 3 vorbei in Richtung des unsichtbaren LP 1 (ambulante Markierungen, Abb. 2, Versuche 85, 101). Auf 5 und 17 gefangene Kröten finden ihren LP auch nach Verfrachtungen an Orte, von denen aus der LP nicht sichtbar ist (Versuche 7, 13, 14, 39—44, 46, 56, 101, 106). Die über 17 zu 3 und über 5 zu 1 anwandernden Kröten haben ihr Ziel nahezu erreicht; sie stammen mehrheitlich aus den südöstlichen Waldpartien,

z.T. von der andern Seite des Grates im Landforst (Abb. 1), von wo aus ihre LP nicht sichtbar sind.

2. *Hygro- und Hydrotaxis.*—Reaktionen auf hydrische Reize wurden von CZELOTH (1930) in Laborversuchen für *Triturus vulgaris* und *T. cristatus*, von HEATWOLE (1962) für *Plethodon cinereus* nachgewiesen und von HINSCHE (1926) für das LP-Finden von *Bufo bufo* vermutet. JUNGFERS (1943) Kröten bevorzugten nach der LZ im Windkanal die Richtung gegen den feuchten Luftstrom in 15 von 25 Fällen, bei trockenem Luftstrom nur in 17 von 63 Fällen. Gegen eine hydrotaktische Orientierung der Erdkröte auf der LP-Wanderung sprechen die Ergebnisse von BOULENGER (1912), JUNGFER (1943), EIBL-EIBESFELDT (1950), MOORE (1954), KLEINSTEUBER (1964), FRAZER (1966) und HEUSSER (1958 a, b, 1960).

Die Wanderung der Erdkröte wird wie bei den meisten andern Amphibienarten durch Regen mitstimuliert (HEUSSER, 1968 c). In dem Masse, wie die Amphibien Regenwetter zum Wandern bevorzugen, wird die Orientierung in einem Gefälle hydrischer Reize verunmöglicht; vgl. für andere Arten: J. D. ANDERSON (1961, 1967), BELLIS (1962), BLAIR (1960), BLANCHARD (1930), BRAGG (1940—1961), CHURCH (1960, 1961), CUMMINS (1920), DOLE (1965, 1967, 1968), GALLARDO (1961), JAMESON (1956, 1957), JASINSKI und GORBMAN (1967), JOLY (1959), KIRTISINGHE (1957), LANDRETH und FERGUSON (1966 a, b), MAYHEW (1962), METTER (1967), OLDHAM (1966), PACKER (1960), PYBURN (1958, 1967), SAVAGE (1935, 1961), SHOOP (1960, 1965), TEST (1963), TESTER und BRECKENBRIDGE (1964).

Weil sich die Kröten im Sommer weit vom LP entfernen, scheinen sie „allgemein verbreitet" zu sein; ein LP kann auf Grund der maximalen beobachteten Entfernung seiner Kröten von 3 km (HEUSSER, 1968 c) ein Einzugsgebiet von theoretisch 6 km Durchmesser haben. Liegen innerhalb eines solchen Einzugsgebietes mehrere Wasserstellen, ist die Wasserkarte ein schlechter Führer für das Auffinden von Kröten-LP, nur wenige bestimmte Orte dienen als LP (HEUSSER und HONEGGER, 1962/63). Die Wahrscheinlichkeit, Kröten in einem andern als dem habituellen Gewässer zu finden, ist kleiner als an irgendwelchen andern, trockenen Orten des Einzugsgebietes.

Verschiedene der erwähnten Autoren beobachteten, dass *Bufo bufo* und andere Arten auf der Laichwanderung fremde Wasserstellen passieren, ohne darin hängen zu bleiben (vgl. Fehlerquelle 4). Viele Kröten benützen den Krebsbach als Wanderroute. Im dichten Einzugsgebiet bei der Strassengabel 18/19/20 (z.B.Abb.4) bildet sich im Frühjahr ein semipermanenter Tümpel von ca. 30×50 m Grösse; in der Biegung bei 5, wo die dichteste Wanderung des Beobachtungsgebietes registriert wird, liegt ein ca. 3×5 m grosser Tümpel, in dessen Nähe alle auf 5 ausgesetzten Gruppen (2163 Tiere) freigelassen wurden; keiner der beiden Tümpel wird von den Kröten beachtet. KLEINSTEUBER (1964) legte den Kröten eine mit Wasser vom LP gefüllte Laichplatzattrappe in den Weg; sie wurde von spontan wandernden Tieren nicht beachtet, von direkt eingesetzten wieder

verlassen, d.h. die Kröten verhielten sich wie bei uns die Ortsfremden innerhalb des Versuchgebietes (Versuche 74-76, 97, 128) und die Thalwilerkröten gegenüber fremden Wasserstellen (Versuche 29-32, 77, 96, 116, 129, 130).

Dass die Kröten zu trocken liegenden LP zurückkehren, konnte im Churer Rheintal ausser in dem in HEUSSER (1960) ausführlich beschriebenen Fall noch an 3 andern Orten beobachtet werden. In einem Fall wurde eine westlich von Maienfeld am Rhein gelegene Aufschlemmanlage durch die Autostrasse N 13 geteilt. Das rheinwärts (westlich) der Strasse liegende, den Erdkröten-LP enthaltende Segment wurde trockengelegt, das östlich gelegene Segment nicht. Die Kröten wanderten aus Osten an, durchquerten das ca. 150 m breite bewässerte, schilfbestandene Segment und überquerten die auf einem ca. 2 m hohen Trasse liegende Strasse (viele Ueberfahrene) um zum westlichen, trockenen LP zu gelangen. Mehrjährige Rückkehr zu trockengelegten LP beobachteten bei *Bufo bufo* auch KREH (1938), MCMILLAN (1963) und STAINER in FRAZER (1966), bei andern Arten J. D. ANDERSON (1967), P. K. ANDERSON (1954), KREH (1938) und ich selbst bei *Rana temporaria*, *Hyla arborea* und *Triturus alpestris*.

Bei grösseren Gewässern, wo die LP in eng umschriebenen Randzonen liegen, konzentrieren sich die Kröten schon vor dem Erreichen des Gewässers auf den Ort des LP, weshalb am WW 17 und das obere Ende von 14 von den Kröten stark, 16 und das der untere Teil von 14 kaum begangen werden. Strassenrundfahrten am Greifen- Zuger- und Aegerisee zeigten, dass die Leichen überfahrener Kröten sich alle paar Kilometer häufen; auf der Höhe dieser Stellen liegen die LP.

Als kritische Versuche können Verfrachtungen gelten, bei denen die in fremde Wasserstellen gesetzten Kröten noch in der gleichen LZ das fremde Gewässer (z.T. zugleich den LP einer andern Population) verliessen, um zum eigenen LP zurückzukehren (Versuche 5, 6, 17, 18, 19, 22), resp. innerhalb des gleichen Weihers zum eigenen LP zurückschwammen (Versuche 23, 24, 62, 126; vgl. JAMESON 1957, OLDHAM 1963, 1967).

Nach der Umstimmung am LP oder wenn der traditionelle LP trocken liegt, können die Kröten Sekundärwanderungen im Rahmen von ca. 100 m Distanz zur nächstgelegenen Wasserstelle unternehmen, resp. ein fremdes Gewässer als LP akzeptieren (vgl. HEUSSER, 1960, Versuche 65, 68, 130). Umgestimmte Kröten lassen sich innerhalb der gleichen LZ umsiedeln, weil der Wandertrieb erloschen ist (vgl. TWITTY, GRANT und ANDERSON, 1966); bei den Sekundärwanderungen zu Ersatzlaichplätzen könnten hydrotaktische, ev. auch positiv geotaktische Reaktionen eine Rolle spielen (keine experimentelle Befunde). Möglicherweise sind auch die auf nächstgelegene Wasserstellen bezogenen Abwanderungstendenzen der umgestimmten Kröten in Versuch 1 hydrotaktisch gesteuert.

3. *Chemotaxis*.—Chemotaktische Reaktionen, insbesondere die Orientierung nach geruchlichen Reizen, die vom LP ausgehen mögen, sind von verschiedenen

Autoren für das LP-Finden von *Bufo bufo* und andern Arten in Erwägung gezogen worden. *Bufo bufo* und andere Amphibienarten können Gerüche wahrnehmen: EWERT (1965), HEUSSER (1958 c), LANDRETH und FERGUSON (1967 a), MARTOF (1962 a, b), MATTHES (1924—1927), D. SCHNEIDER (1954), RISSER (1914), TWITTY (1955), doch sagen die bei Anuren im Beutekreis erhobenen Befunde nichts über die Bedeutung geruchlicher Reize beim LP-Suchen aus.

In JUNGFERS (1943) Windkanalversuchen bevorzugten die Kröten in 13 von 17 Läufen die Richtung gegen den über frisches Quellmoos vom LP ziehenden Luftstrom. Da die Versuche nach der LZ, also mit ökologisch nicht relevantem Material durchgeführt wurden, müsste man noch die Frage finden, die dieses Experiment beantwortet hat (vgl. JUNGFER, 1951). Wanderstimmige Kröten reagierten in KLEINSTEUBERS (1964) Windkanalversuchen nicht auf den verdampfendes LP-Wasser enthaltenden Luftstrom, auch nicht auf die erwähnte, mit LP-Wasser gefüllte LP-Attrappe im Freien. MOORE (1954) stellte denjenigen Kröten, die sich auf der Laichwanderung in ein leeres Schwimmbassin verirrt hatten, Behälter mit Wasser vom LP ein; sie reagierten nicht darauf. Die von HINSCHE (1926), JUNGFER (1943) und ROSTAND (1947, p. 78) für die Erdkröte angezogene Geruchshypothese wird durch keine Befunde gestützt.

Falls die Hypothesen einer chemotaktisch-geruchlichen Orientierung die Anziehung durch relativ unspezifische, vom Laichgewässer ausgehende Reize annehmen, sind sie durch die gleichen Beobachtungen und Versuche wie die Hydrotaxis widerlegt (Rückkehr aus fremden LP). Es liegt aber im Wesen der dem Menschen wenig einfühlbaren chemotaktischen Orientierung, dass sich diesbezügliche Hypothesen fast beliebig strapazieren lassen, scheinbar ohne an Ernsthaftigkeit einzubüssen; man kann z.B. für verschiedene Laichgewässer spezifische Gerüche postulieren, obschon z.B. der WW mit dem GW durch den Krebsbach verbunden ist. Da die Kröten innerhalb des GW die beiden 100 m voneinander entfernten LP 1 und 2 unterscheiden können (Versuche 2, 5, 6, 15, 16, 23, 24, 62), müsste man ortsspezifische Gerüche innerhalb des gleichen Weihers annehmen, im GW-WW-Gebiet also 4 verschiedene Duftquellen, die unterscheidbare und jedes Jahr identische Gerüche ausströmen. Die am ehesten von Algen stammenden Gerüche müssten im März/April und im September/Oktober gleichsinnig wirken, denn schon die Herbstwanderung der Kröten ist zum LP orientiert (HEUSSER, 1968 c). Kehren die Kröten auch zu ausgetrockneten LP zurück, haftet der Geruch dem Bodengrund an. Wurde wie im Fall der Aufschüttung im Rheintal (HEUSSER 1960) der Bodengrund zuerst ausgebaggert, auf das ganze Areal verteilt und schliesslich meterhoch zugeschüttet, kann man annehmen, der Geruch hafte nicht dem LP an, vielmehr sei das Geruchsmuster seiner Umgebung wegweisend, was zugleich die mit der Hypothese eines dem LP anhaftenden Geruches nicht gedeckte Orientierung in die Sommerquartiere erklären würde. Finden die Kröten auch aus 2 km und 3 km Entfernung zurück

(Versuche 26, 69, Abb. 10) sowie aus Gebieten, deren Geruchsmuster den Kröten höchstwahrscheinlich unbekannt ist (Verfrachtungen von 5 zu Bü, von 3 zu 12), sind sie auch in Arenen in Innenräumen orientiert, selbst wenn der Boden mit Wasser vom LP besprengt wurde (KLEINSTEUBER, 1964), lässt sich ein äussert feines Riechvermögen postulieren. Dass sich die bisher im Beutekreis nachgewiesenen Riechleistungen in bescheidenem Rahmen halten, müsste nicht dagegen sprechen. Dass die Erdkröten, obschon selbst Makrosmaten auf Gegenwind angewiesen sind, bei einer Hauptwindrichtung gleichzeitig im Prinzip sternförmig dem LP zuwandern (MOORE, 1954, FRAZER, 1966), liesse sich mit der Annahme bodennaher Gegenströmungen erklären; die von SIDOROWICZ (1959) nahe dem Waldboden beobachteten Luftströmungsverhältnisse begünstigen eine chemotaktische Orientierung keineswegs. Schaltet man schliesslich den Nervus olfactorius aus, so verhalten sich vielleicht die Tiere nicht mehr natürlich; finden sie aber den LP gleich gut wie Kontrollen, so sind noch andere Chemorezeptoren denkbar, womit die Argumente von vorn beginnen. Dem ist entgegenzuhalten, dass in Fällen, wo eine bestimmte Orientierungsart bei der Zielfindung nachweislich beteiligt ist, diese relativ leicht gestört werden kann.

Für verschiedene andere Arten wurde eine geruchliche Orientierung vermutet (CUMMINGS, 1912), resp. mit Experimenten wahrscheinlich gemacht (GRANT, ANDERSON und TWITTY, 1968, MARTOF, 1962 a, OLDHAM, 1967, SAVAGE, 1935, 1961, TWITTY, 1959, 1961, 1963, TWITTY, GRANT und ANDERSON, 1964), für wieder andere Arten verneint (FERGUSON, LANDRETH und TURNIPSEED, 1965, DOLE, 1968, JAMESON, 1957, LANDRETH und FERGUSON, 1966b, 1967b, OLDHAM, 1966). Die Geruchshypothese ist demnach für jede Art neu zu prüfen.

Angeregt und brieflich beraten durch Prof. TWITTY und instruiert durch Prof. AKERT, führte ich in den LZ 1962 und 1963 Versuche zur Ausschaltung des Geruchssinnes durch. 1962 wurden den Kröten die Nasenhöhlen mit Vaseline verstopft, indem ihnen geschmolzene Vaseline durch die Nasenlöcher injiziert wurde, bis die Vaseline durch die Choanen im Mundraum erschien (dieser Rest wurde abgestrichen). Bei der Sektion von überfahrenen Kröten liess sich nachprüfen, dass die Nasenhöhlen tatsächlich verstopft waren. Mindestens ein Teil der Kröten behielt die Vaseline nachweislich bis zum WF am LP (Stichprobenkontrollen, Beobachtung mit offenem Maul luftschöpfender Kröten). 1963 wurden einem Teil der Kröten die Nervi olfactorii unmittelbar vor dem Eintritt in die Nasenhöhle, vor der Verzweigung (äusserlich: auf der Höhe der vorderen Augenränder) von dorsal her durchtrennt. Nachdem ich mit Schnittversuchen an überfahrenen Kröten mit intaktem Kopf die Operation geübt und kontrolliert hatte, genügte ein beidseitig einmaliger geführter Einstich mit einem 2 mm breiten spatelförmigen Instrument durch Haut und Schädeldecke hindurch, um die Nervi olfactorii mit Sicherheit zu treffen. Dr. SCOLLO untersuchte Schnittkontrollen an überfahrenen Kröten mit intaktem Kopf mikroskopisch und beurteilte den Anteil mit *beidseitig*

vollständig durchtrennten Nervi olfactorii auf mindestens 60%; in den übrigen Fällen wurde nur ein Nerv vollständig durchtrennt, der andere mehr oder weniger stark verletzt. Weil nur WF in der gleichen LZ ausgewertet wurden und der Eingriff möglichst klein bleiben sollte, verzichtete ich auf das Herausnehmen eines Stückes des Nervus olfactorius, in der Annahme, dass die WF vor erfolgter Regeneration erfasst würden. Die Zeitspanne zwischen der Aussetzung der ersten operierten Gruppe (27.3.1963 vgl. Tab. 1) und der letzten LP-Kontrolle, bei der WF operierter Kröten gefunden wurden (16.4.1963) beträgt 20 Tage; der letzte WF der ersten Gruppe wurde aber am 12.4. (nach 16 Tagen) gefunden; die Operation der letzten WF vom 16.4. erfolgte erst am 6.4. (vor 10 Tagen). Die meisten Kröten wurden zwischen 4.4. und 9.4. operiert und zwischen 9.4. und 12.4. wiedergefangen; der Verzug zwischen Operation und WF liegt also bei den meisten Kröten zwischen 1 und 8 Tagen (vgl. Abb. 17). In den Tabellen 15 und 16 ist zwischen den WF-Raten früh und den WF-Raten spät operierter Kröten keine Abnahme, die über Fehlerquelle 2 hinausginge feststellbar; es ist nicht mit einem Aufbesserungseffekt wegen einsetzender Regeneration zu rechnen.

Da sich Narkosen mit Urethan als zu diffizil erwiesen—die Kröten mussten (ausser bei den Aussetzungen vom 9.4.) wegen Fehlerquelle 3 noch in der Fangnacht wieder ausgesetzt werden—verwendete ich eine Eiswassernarkose: die Kröten wurden vor der Operation für 10—15 Min in ein Wassergefäss mit Eiswürfeln gegeben, bis sie klamm waren. Die unmittelbare Reaktion auf den Schnitt war eine Bäumreaktion, wie sie sonst Kröten bei Nasenstupfern, ausnahmsweise auch bei visuell wahrgenommenen Bewegungsreizen zeigen (HINSCHE, 1923, 1928). Während sich die mit Vaseline behandelten Kröten auch nach der Injektion noch belästigt fühlten, waren bei den operierten Tieren keine weiteren Reaktionen zu beobachten. Beide Eingriffe verminderten die Vitalität der Kröten nicht (keine Infektionen oder Todesfälle bei WF, normale WF-Raten im Sommer und in den folgenden LZ). In den Versuchen 34 g und 50 wurden Kröten ohne Eingriff als Kontrolle mit der Eiswasser-Narkose behandelt (EWK); sie verhielten sich wie die unnarkotisierten Kontrollen.

Die WF-Raten wurden von R. VOELLMY unter Leitung von Prof. FISCHER mit dem χ^2—Test nach H. FISCHER (1955) auf signifikante Unterschiede geprüft.

1962 wurden z.T. Kröten aus dem LP 1 verwendet; hier ist die Fehlerquelle 1 (Umstimmung zur Zeit der ersten Laichablage) zu berücksichtigen. Die Kröten begannen in 1 am 9.4.1962 zu laichen. Vor Laichbeginn von 1 zu 5 verfrachtete 21 Kröten (Versuche 20 a, b) brachten 10 WF in 1 (= 47,6%), in den 3 Tagen nach Laichbeginn verfrachtete 73 Kröten (Versuche 20 c-e) nur 8 WF (= 11,0%). Die durch die Umstimmung verursachte Differenz in der WF- Rate ist signifikant ($P < 0{,}001$). Die späteste Aussetzung mit Vaseline behandelter Kröten erfolgte am 8.4.1962, also noch vor der Umstimmung; von den Kontrollgruppen werden ebenfalls nur die bis spätestens 8.4. ausgesetzten berücksichtigt. In den Versuchen

1963 wurden nur auf Strassen anwandernd gefangene, also sicher wanderfreudige Kröten verwendet.

Die Versuche zur Ausschaltung des Geruchssinnes der LZ 1962, bei denen den Kröten beide Nasenhöhlen mit Vaseline verstopft wurden, sind in Tab. 14 zusammengefasst. In keinem der Versuche ist der Unterschied in den WF-Raten zwischen behandelten Kröten und unbehandelten Kontrollen signifikant, auch wenn die Kröten in wahrscheinlich unbekanntes Gebiet (von 5 zu Bü), in einen andern Weiher (von 1 zu 15) oder in einen andern LP innerhalb des gleichen Weihers (von 1 zu 2) verfrachtet wurden. Dagegen treten beim Vergleich der WF-Raten bei den verschiedenen Versuchen je innerhalb der Kolonne der behandelten und der unbehandelten Kröten signifikante Abweichungen auf: Die WF-Raten der Versuche 11a und 13 weichen signifikant voneinander ab ($P < 0{,}02$) wegen Fehlerquelle 11, ebenso die Versuche 12 und 14 ($P < 0{,}05$), die Versuche 11 a und 15 ($P < 0{,}001$) und die Versuche 11a und 17 a ($P < 0{,}001$), z.T. auch wegen

TABELLE 14

Versuche zur Ausschaltung des Geruchssinnes 1962: auf 5 und in 1 gefangene Kröten mit beidseitig verstopften Nasenhöhlen und Kontrollen. FO = Fangort, AO = Aussetzungsort, Nr. = Versuchsnummer nach Tab. 1, n M = Anzahl Markierte, n WF und % WF = Anzahl und Prozentsatz der Wiederfänge im LP 1, P = Wahrscheinlichkeit eines zufälligen Unterschieds zwischen den WF-Raten behandelter und unbehandelter Kröten.

		Behandelte Kröten				Unbehandelte Kontrollen				
FO	AO	Nr.	n M	n WF	% WF	Nr.	n M	n WF	% WF	P
5	5	12	55	19	34,5	11a	59	28	47,4	>0,05
5	Bü	14	52	9	17,3	13	60	17	28,3	>0,05
1	WM	16a, b	100	8	8,0	15	50	6	12,0	>0,05
1(5)	15	18/19	200	13	6,5	17a	50	5	10,0	>0,05
1	2	24	30	5	16,7	23a	30	5	16,7	>0,05

Fehlerquellen 2 und 8. Die Fehlerquellen 1, 2, 8 und 11 nehmen also einen grösseren Einfluss auf die WF-Rate am LP als das beidseitige Verstopfen der Nasenhöhlen.

Zwar sind die Unterschiede in der WF-Rate behandelter und unbehandelter Kröten in keinem Einzelversuch signifikant, doch ist die Rückkehrleistung der behandelten Kröten meistens etwas schwächer als die der Kontrollen; bei grösserem Material könnte der Unterschied signifikant werden. Weil der Verdacht bestand, dass das Verstopfen der Nasenhöhlen—unabhängig von der Orientierungsfähigkeit—einen Laboreffekt setzen könnte, führte ich die Versuche in der LZ 1963 in den folgenden Varianten durch:

a) unbehandelte Kröten als Kontrollen
b) beidseitig mit Vaseline behandelte Kröten
c) nur einseitig mit Vaseline behandelte Kröten
d) Kröten mit beidseitig durchtrennten Nervi olfactorii
e) Kröten mit einseitig durchtrenntem Nervus olfactorius

In den verglichenen Versuchen (Nr. 34 bis 43) wurden nur über 5 anwandernd gefangene ♂♂ verwendet. Eine „Generalkontrolle" auf 5 und bei Bü (Nr. 34 a-k, 39 a-e), bei der an möglichst vielen Abenden, jedenfalls aber an solchen, da auch behandelte Kröten ausgesetzt wurden, eine Aussetzung unbehandelter Kontrollen erfolgte, gibt einen repräsentativen Durchschnitt der WF-Raten von über 5 anwandernden ♂♂ von 5 und Bü aus in der LZ 1963. Jeder Aussetzung behandelter Kröten der Varianten b bis e kann eine gleichzeitig ausgesetzte Kontrollgruppe unbehandelter Kröten als „Aktualkontrolle" zugeordnet werden. Dies ist wesentlich, weil die WF-Raten von Tag zu Tag aus z.T. unbekannten Gründen stark schwanken können (z.B. sind in Tab. 15 die WF-Raten der Versuche 36 a und 36 c mit $P < 0{,}01$ signifikant verschieden). Um solche tagesspezifische Schwankungen zu dämpfen, wurden auch alle behandelten Gruppen b bis e, die für die Aussetzungsorte 5 und Bü je 60 Tiere umfassen, gestaffelt über 3 Tage in Gruppen zu je 20 Individuen ausgesetzt. Die unter gleichen Umständen (ausser dem Versuchseingriff) ausgesetzten Aktualkontrollen laufen jeweils unter den gleichen bekannten und unbekannten Fehlerquellen wie die behandelten Kröten des gleichen Aussetzungsstages; die Fehlerquellen sind damit innerhalb dieser Versuchen zwar nicht ausgeschaltet, aber neutralisiert. In den Tab. 15 und 16 sind diese Versuche zusammengefasst. Während von den auf 5 ausgesetzten Gruppen (Tab. 15) nur WF im LP 1 gelten, wurden für die bei Bü ausgesetzten Gruppen wegen der Fehlerquelle 4 die in den LP 1 und 2 gefangenen WF addiert.

In keiner der in den Tab. 15 und 16 zusammengestellten Kombinationen weichen die WF-Raten von je 60 nach den Varianten b bis e behandelten Kröten von den WF- Raten der je 60 unbehandelten Aktualkontrollen (a) signifikant ab. In Tab. 17 wird das Material nach andern Gesichtspunkten kombiniert: Zwar sind wie 1962 die beidseitig mit Vaseline behandelten Kröten sowohl von 5 als auch von Bü aus etwas benachteiligt sowohl gegenüber ihren Aktualkontrollen (Tab. 15, 16) als auch gegenüber ihren Generalkontrollen (1),2) in Tab. 17); der Unterschied ist aber nicht ganz signifikant. Fasst man dagegen das Material der Aussetzungsorte 5 und Bü zusammen, wird der Unterschied der grösseren Anzahlen wegen signifikant (3) in Tab. 17); d.h. dass Kröten mit beidseitig verstopften Nasenhöhlen definitiv weniger WF am LP bringen als unbehandelte Kontrollen. Dagegen fällt die WF-Rate der Kröten mit beidseitig durchtrennten Nervi olfactorii nicht tiefer aus, als die WF-Rate ihrer Aktualkontrollen (Tab. 15, 16). Dies gilt auch, wenn das Material der Aussetzungsorte 5 und Bü summiert wird (4) in

Tab. 17). Pikanterweise bringen die Kröten mit beidseitig durchtrennten Geruchsnerven in Tab. 15 und 17 sogar die absolut höchsten WF-Raten. Dies spricht erstens dagegen, dass der Geruchssinn beim LP-Finden eine Rolle spielt und zweitens dafür, dass die Operation keinen die Rückwanderung affizierenden Einfluss hat. Es ist deshalb zu vermuten, dass die tiefe WF-Rate der Kröten mit beidseitig verstopften Nasenhöhlen ihre Ursache im Versuchseingriff selbst hat. Dies wird dadurch bestätigt, dass schon allein bei den auf 5 ausgesetzten Kröten die WF-Rate der beidseitig mit Vaseline behandelten Tiere signifikant tiefer liegt

TABELLE 15

Versuche zur Ausschaltung des Geruchssinnes 1963: Fang- und Aussetzungsort für alle Kröten ist 5; Nr. = Versuchsnummer nach Tab. 1, n M = Anzahl Markierte, n WF und % WF = Anzahl und Prozentsatz der Wiederfänge im LP 1, P = Wahrscheinlichkeit eines zufälligen Unterschieds zwischen den WF-Raten behandelter und unbehandelter Kröten.

Generalkontrolle (a): Versuche Nr. 34 a-k; n M = 200, n WF = 56, %WF = 28,0

	Behandelte Kröten				Aktualkontrollen				
	Nr.	n M	n WF	% WF	Nr.	n M	n WF	% WF	P
Beidseitig mit Vaseline behandelt (b)	35a	20	3	15,0	34c	20	5	25,0	
	35b	20	5	25,0	34d	20	3	15,0	
	35c	20	2	10,0	34h	20	6	30,0	
Total . . .		60	10	16,7		60	14	23,3	>0,05
Einseitig. mit Vaseline behandelt (c)	36a	20	10	50,0	34c	20	5	25,0	
	36b	20	6	30,0	34f	20	8	40,0	
	36c	20	2	10,0	34h	20	6	30,0	
Total . . .		60	18	30,0		60	19	31,7	>0,05
Beidseitig N. olf. durchtrennt (d)	37a	20	7	35,0	34b	20	5	25,0	
	37b	20	7	35,0	34f	20	8	40,0	
	37c	20	7	35,0	34h	20	6	30,0	
Total . . .		60	21	35,0		60	19	31,7	>0,05
Einseitig N. olf. durchtrennt (e)	38a	20	7	35,0	34b	20	5	25,0	
	38b	20	2	10,0	34f	20	8	40,0	
	38c	20	6	30,0	34h	20	6	30,0	
Total . . .		60	15	25,0		60	19	31,7	>0,05

als die WF-Rate der Kröten mit beidseitig durchtrenntem N.olfactorius (5) Tab. 17). Summiert man das Material der Aussetzungsorte 5 und Bü, wird der Unterschied noch grösser (6), Tab. 17). Bezeichnenderweise finden die nur einseitig mit Vaseline behandelten Kröten, die als Kontrolle des Versuchseingriffs selbst im Vergleich zu den unbehandelten Kontrollen einerseits und als Kontrolle zur Dauerbelästigung der beidseitig mit Vaseline behandelten anderseits eingeführt

wurden, den LP nicht schlechter als unbehandelte Kontrollen (7), Tab. 17). Dies lässt darauf schliessen, dass die Injektion der Vaseline selbst die Kröten in ihrem Wanderverhalten nicht beeinträchtigt. Dagegen besteht ein signifikanter Unterschied zwischen den WF-Raten beidseitig mit Vaseline behandelter und nur einseitig mit Vaseline behandelter Kröten (8), Tab. 17).

Beidseitig verstopfte Nasenhöhlen belästigen die Kröten nicht nur während des Eingriffs, sondern auch während der ganzen Versuchszeit, was bei den übrigen Eingriffen nicht der Fall ist.

TABELLE 16

Versuche zur Ausschaltung des Geruchssinnes 1963: Fangort aller Kröten ist 5; Aussetzungsort aller Kröten ist Bü; Nr. = Versuchsnummer nach Tab. 1, n M = Anzahl Markierte, n WF und % WF = Anzahl und Prozentsatz der Wiederfänge in den LP 1+2, P = Wahrscheinlichkeit eines zufälligen Unterschieds zwischen den WF-Raten behandelter und unbehandelter Kröten.

Generalkontrolle (a): Versuche Nr. 39 a-e; n M = 100, n WF = 15, %WF = 15,0

	Behandelte Kröten				Aktualkontrollen				
	Nr.	n M	n WF	% WF	Nr.	n M	n WF	% WF	P
Beidseitig mit Vaseline behandelt (b)	40a	20	1	5,0	39a	20	4	20,0	
	40b	20	1	5,0	39d	20	3	15,0	
	40c	20	1	5,0	39e	20	0	0,0	
Total . . .		60	3	5,0		60	7	11,7	>0,05
Einseitig mit Vaseline behandelt (c)	41a	20	3	15,0	39a	20	4	20,0	
	41b	20	4	20,0	39d	20	3	15,0	
	41c	20	2	10,0	39e	20	0	0,0	
Total . . .		60	9	15,0		60	7	11,7	>0,05
Beidseitig N. olf. durchtrennt	42a	20	1	5,0	39b	20	5	25,0	
	42b	20	4	20,0	39c	20	3	15,0	
	42c	20	3	15,0	39e	20	0	0,0	
Total . . .		60	8	13,3		60	8	13,3	>0,05
Einseitig N. olf. durchtrennt (e)	43a	20	5	25,0	39b	20	5	25,0	
	43b	20	4	20,0	39c	20	3	15,0	
	43c	20	0	0,0	39e	20	0	0,0	
Total . . .		60	9	15,0		60	8	13,3	>0,05

Das Abfallen der beidseitig mit Vaseline behandelten Kröten gegenüber den Kontrolltieren ist zwar statistisch signifikant, im Sinne der ökologischen Fragestellung (findet die Erdkröte den LP geruchlich?) aber nicht relevant. Die beiden für die gleiche Fragestellung eingesetzten Methoden (beidseitiges Verstopfen der Nasenhöhlen, beidseitige Durchtrennung der Geruchsnerven) zeitigen signifikant

voneinander abweichende Ergebnisse; d.h., dass das Ergebnis z.T. eine Funktion der Methode ist, weil die Tiere auch auf die Experimentsituation als solche reagieren. Die Vaseline-Methode allein hätte zum Schluss geführt, dass der Geruch beim LP—Finden eine gewisse Rolle spiele, besonders da einseitig mit Vaseline behandelte Kröten, die den Versuchseingriff als solchen mitgemacht hatten, den LP gut finden. Das einseitige Verstopfen der Nasenhöhlen stellt aber keine Kontrolle für den beidseitigen Eingriff dar, da die einseitig behandelten noch normal atmen können. Dagegen ist die einseitige N.olfactorius- Durchtrennung eine Kontrolle

TABELLE 17

Versuche zur Ausschaltung des Geruchssinnes 1963: interpretierende Kombinationen aus den Tab. 15 und 16. Fangort aller Kröten ist 5, Aussetzungsort: 5 oder Bü, GK = Generalkontrolle, AK = Aktualkontrolle, 1 Vas, resp. 2 Vas = ein-, resp. beidseitig verstopfte Nasenhöhlen, 1 olf, resp. 2 olf = ein-, resp. beidseitig durchtrennter N. olfactorius. Nr. = Versuchsnummer nach Tab. 1, n M = Anzahl Markierte, n WF und % WF = Anzahl und Prozentsatz der WF in LP 1 oder 1+2, P = Wahrscheinlichkeit eines zufälligen Unterschieds zwischen den WF-Raten der verglichenen Gruppen.

	Nr.	n M	n WF	% WF		Nr.	n M	n WF	% WF	P
1) 2 Vas	35	60	10	16,7	GK	34	200	56	28,0	>0,05
2) 2 Vas	40	60	3	5,0	GK	39	100	15	15,0	>0,05
3) 2 Vas	35+40	120	13	10,8	GK	34+39	300	71	23,6	<0,01
4) 2 olf	37+42	120	29	24,2	AK	34+39	120	27	22,5	>0,05
5) 2 Vas	35	60	10	16,7	2 olf	37	60	21	35,0	<0,05
6) 2 Vas	35+40	120	13	10,8	2 olf	37+42	120	29	24,3	<0,01
7) 1 Vas	36+41	120	27	22,5	AK	34+39	120	26	21,7	>0,05
8) 2 Vas	35+40	120	13	10,8	1 Vas	36+41	120	27	22,5	<0,02

für den beidseitigen Eingriff, da beidemale der Eingriff auf die Operation selbst beschränkt wird. Das beidseitige Verstopfen der Nasenhöhlen ist eine jener Experimentsituationen, zu denen es streng genommen keine Kontrolle gibt (vgl. TWITTY, 1966).

In Versuch 49 wurden auch 20 über 8 anwandernden und auf 5 ausgesetzten Kröten beide N.olfactorii durchtrennt. Im Vergleich zu den Kontrollen (Versuche 48 und 50) finden sie den LP gut.—Von den in den Versuchen 75 und 76 eingeführten 70 ortsfremden Kröten von Arth wurden 30 Individuen die N. olfactorii durchtrennt. Keine der ortsfremden Gruppen fand zum LP 1.

Alle Versuche zur Ausschaltung des Geruchssinnes führen zum Schluss, dass bei diesen Erdkrötenpopulationen eine olfaktorische Orientierung nach LP-Reizen und nach Gerüchen der LP-Umgebung weder obligatorisch noch nachweisbar ist.

4. *Akustische LP-Weisung.*—Bei verschiedenen Anurenarten wurde vermutet oder experimentell nachgewiesen, dass die ersten am LP angekommenen ♂♂ durch ihre laute Stimme andere Individuen anlocken (BOGERT, 1947, 1960, 1962, COURTIS, 1907, FERGUSON und LANDRETH, 1966, LANDRETH und FERGUSON, 1966b, 1968, OLDHAM, 1966, 1967, TESTER und BRECKENRIDGE, 1964; vgl. CUMMINS, 1920, FRAZER, 1966, GALLARDO, 1958). Wenn SAVAGE (1934) schreibt, das Erdkröten ♂ rufe laut und „rather strident", so ist das im Vergleich zu den beiden andern, von diesem Autor beobachteten Arten, *Rana temporaria* (1961) und *Bombina variegata* (1932) zu verstehen, die noch leiser als die Erdkröte rufen. Der Lockruf des Erdkröten ♂ ist im Vergleich zu den meisten andern Bufoniden rudimentär (kein Schallsack), nachts bei Windstille und Sichtverbindung kaum 150 m weit hörbar. Er ist überdies bei den meisten nordalpinen *Bufo bufo bufo*- Populationen so selten zu hören, dass er von manchen Beobachtern offenbar noch nie gehört, resp. mit dem Abwehrlaut verwechselt wurde (vgl. FLINDT und HEMMER, 1968, MOORE, 1954, H. SCHNEIDER, 1966, SCHUIERER, 1962).

Folgende Beobachtungen sprechen besonders gegen eine akustische Lockwirkung: die meisten zum GW wandernden Kröten befinden sich zuerst näher beim WW als beim GW; ein Teil zieht auch in unmittelbarer Nähe des WW LP 3 vorbei (Abb. 2, 3). In den Versuchen 5, 6, 22, 23, 24, 62 verlassen die Kröten fremde LP um zum eigenen LP zurückzukehren. Auf der Herbstwanderung nähern sich die Kröten zielgerichtet den LP (HEUSSER, 1968 c), ohne dass sich schon Kröten am LP aufhalten würden. In den meisten Jahren verlief die Wanderung in Stille; kein ♂ rief vom LP aus. In HEUSSER (im Druck) sind die Beobachtungen ausführlich erörtert, die eine Anlockung durch rufende ♂♂ völlig unwahrscheinlich machen. Der Lockruf ist in unseren Populationen so selten zu hören, dass es mir seit 1957 nicht gelang, eine Tonbandaufnahme davon zu machen, obschon in der LZ an den LP 1—4 weit über 10 000 ♂♂ gleichzeitig aktiv sind; deshalb konnte ich keine kritischen Versuche zur Auschaltung einer akustischen LP-Weisung durchführen.

B. Bekannter Weg

1. *Geotaxis.*—Von CUMMINGS (1912) und CZELOTH (1930) wurden bei *Triturus* positiv geotaktische Reaktionen auf der schiefen Ebene nachgewiesen. OLDHAM fand bei *Bufo americanus* keinen Hinweis für die Unerlässlichkeit einer geotaktischen Orientierung (1966); bei *Rana clamitans* zeigten nur Ortsfremde positiv geotaktische Einstellungen (1967).

Es gibt Hinweise dafür, dass *Bufo bufo* dann bevorzugt bergabwandert, wenn sie nicht „im Feld" ist: bei EIBL-EIBESFELDT (1950) wanderten eingeführte, um-

gestimmte Ortsfremde (die ♀♀ laichten nach der Aussetzung z.T. an Land) bergab und damit vom höher gelegenen Teich weg, während die Einheimischen den LP gerichtet bergaufwandernd aufsuchten. Auch die von JUNGFER (1943) eingeführten Ortsfremden reagierten positiv geotaktisch. Bei Versuch 1 (umgestimmte Kröten) könnten positiv geotaktische Reaktionen beteiligt gewesen sein. Möglicherweise wirkt die Geländeneigung, in der die Kröten vor der Verfrachtung wanderten, am neuen Ort erinnerungsmässig irreführend, ähnlich wie die Situationen „Wald rechts" und „vorn hell" (s. Abwanderungstendenzen auf Abb. 4).

Geotaktische Tendenzen scheinen demnach ein Kriterium dafür zu sein, dass die Kröten nicht in den „richtigen" Orientierungsmechanismus eingeklinkt sind, der sie zum LP bringen würde. Wie die durch Waldkulissen irregeführten Kröten, wandern die zu Beginn bergabwandernden Einheimischen später gegebenenfalls bergauf zum LP: Alle WF in 1 und 2 von den Aussetzungen hinter Bü (Abb. 4 und 7, Versuche 7, 13, 14, 39-43, 66) mussten vom Aussetzungspunkt aus eine Höhendifferenz von mindestens 10 m überwinden, um über die Hügelkrete zum GW zu gelangen. Auch in den Versuchen 3, 56, 59, 61, 103, 106, und 108 (Abb. 5, 6, 8) wanderten die Kröten bergauf zu ihrem LP zurück (WW), obschon bergab der GW liegt. Beim Aussetzungsort 15 mussten die Kröten die Uferböschung des WW überwinden (Versuche 17-19, Abb. 7). Bei Rückwanderungen innerhalb des gleichen Weihers (Verfrachtungen von 1 zu 2, Versuche 23, 24, 62, Abb. 7) fehlt ein Gefälle für eine geotaktische Orientierung. Kröten, die aus den südöstlichen Gebieten jenseits des Zimmerberggrates anwandern, bringen Höhendifferenzen bis zu 50 m bergauf hinter sich; anschliessend wandern sie bergab. Umgekehrt wandern die Kröten bei der Rückkehr ins Sommerquartier sowohl bergauf als auch bergab (vgl. BOULENGER, 1912).

Systematische positiv oder negativ geotaktische Tendenzen würden die Kröten irreführen; sie sind bei der Primärwanderung wanderstimmiger Einheimischer nicht, oder nach Verfrachtungen nur kurzfristig, nachweisbar; in den Arenenversuchen von KLEINSTEUBER (1964) und mir wurden Geländegradienten ebenfalls ausgeschaltet.

2. *Kenntnis der Topographie.*—Weil sich die Kröten auf der Laichwanderung zum gleichen Ort begeben, den sie bei der Metamorphose verlassen hatten, ist die Hypothese zu prüfen, die annimmt, den Kröten sei der Weg zwischen dem Sommerquartier und dem LP auf Grund der Erinnerung an topographische Merkmale bekannt (FRAZER (1966), JUNGFER (1951), KREH (1938), ROSTAND (1947, p. 46)). Dass die Kröten auf Landschaftsmerkmale Bezug nehmen können, zeigt die irreführende Wirkung von Waldrändern und Helligkeitsgradienten.

Die experimentelle Ausschaltung einer Landschaftskenntnis scheint in Anbetracht der Mehrzahl möglicherweise beteiligter Sinne unter natürlichen Bedingungen schwierig zu sein; die Gedächtnisleistung hat jedoch eine bestimmbare Grenze. Selbst wenn man der Erinnerungs- und Merkfähigkeit den grössten

Kredit einräumt und annimmt, dass sich die Kröten auf ihrer ersten LP-Wanderung im Alter von 3—6 Jahren am Ende (September/Oktober) und zu Beginn (März/April) der Vegetationsperiode auf einer meistens 500—1500 m langen Route nachts im Wald an Wegmarken orientierten, die sie 3—6 Jahre früher im Höhepunkt der Vegetationsperiode (Juli) als 6 Mal kleinere Individuen bei Tag wahrgenommen hatten, als sie das Brutgewässer verliessen, müsste die Orientierung bei Verfrachtungen in einen Bereich ausserhalb der Wahrnehmbarkeit der eingeprägten Merkmale versagen. Zwar ist die Orientierungsfähigkeit auf Grund von erinnerten Landschaftsmerkmalen bei einem Wesen mit der sensorischen und mnemischen Ausstattung des Menschen nicht zu unterschätzen: wir verfrachteten uns gegenseitig mit verbundenen Augen nachts im Auto innerhalb des uns bekannten Gebietes auf Umwegen, wobei wir Rückwärtsfahrten und Halte, bei denen die Versuchsperson um die eigene Achse gedreht wurde, einlegten. Selbst nach einer Phase vorübergehender Desorientiertheit genügte die Wahrnehmung der räumlich-zeitlichen Kombination an sich unspezifischer Merkmale, um erstaunlich schnell wieder „ins Bild" zu kommen (z.B. Summen einer Hochspannungsleitung+Geruch brennenden Kehrichts, anschliessend charakteristische Bodenwelle; scharfe Kurve, anschliessend rauschender Bach rechts; Fahrt steil bergab mit Waldgeruch, anschliessend kühle, feuchte Luft+ein in der Ferne vorbeifahrender Zug etc.). Anderseits ist das Funktionieren der „Mnemotaxis" wegen der unerlässlichen Bedingung: Bekanntheit der relevanten Merkmalskombinationen auf Grund früherer Aufenthalte in ihrem Bereich-sehr anfällig auf Verfrachtungen. Wer ein bestimmtes Haus nur von vorn kennt, ist nach einem Umweg durch unbekanntes Gebiet im Hinterhof desselben Hauses so desorientiert wie nach einer grossen Verfrachtung.

Die für die Hypothese einer mnemischen Orientierung kritische Feststellung, ob die Kröten auch in unbekanntem Gelände orientiert sind, lässt sich in unserem Gebiet auf Grund der hinreichenden Bekanntheit der Lebensweise der Tiere machen (vgl. TWITTY, GRANT und ANDERSON, 1967 a). Die Jungkröten verlassen nach der Metamorphose den LP 1 bei Tag gerichtet in einem relativ engen Sektor in Richtung der Strassenkurve bei 5 und des südöstlich anschliessenden Waldes, womit sie—unbekannt wie—in die gleiche Richtung weisen, aus der die meisten Adulten zum LP 1 anwandern (HEUSSER, 1968 b). Dies ist auch am WW LP 3 der Fall und wurde ebenso von KUCZKA (1958, brieflich) und FINDEISEN (1966) an andern Populationen beobachtet. Die ausschwärmenden Jungen ziehen direkt in die am häufigsten zwischen 500 und 1500 m vom LP entfernten, für ihre Population typischen Sommerquartierräume, wo sie—vom 2. Jahr an durch Markierungen nachgewiesen— wahrscheinlich noch ortstreuer sind, als die saisonweise wandernden Adulten. Mit dem Eintritt in die Geschlechtsreife (♂♂: 3.—5. Jahr, ♀♀: wahrscheinlich älter) suchen sie das erste Mal den LP wieder auf. Nach der LZ verlassen sie den LP in der Regel im gleichen 90°-Sektor, aus dem sie zugewandert waren;

es besteht zugleich die starke Tendenz, dass sie in mehreren aufeinanderfolgenden Jahren im gleichen Sektor zu- und abwandern (Abb. 12), was mit der Populationsspezifität der Sommerquartierräume übereinstimmt. Diese Beobachtung machte auch SHOOP (1965) bei *Ambystoma maculatum ;* sie scheint für die Hypothese des bekannten Weges zu sprechen. Die Kröten folgen dabei jedoch nicht individuellen, bestimmten Routen (vgl. Abb. 21): ein Teil der über die Kurve bei 5 anwandernden

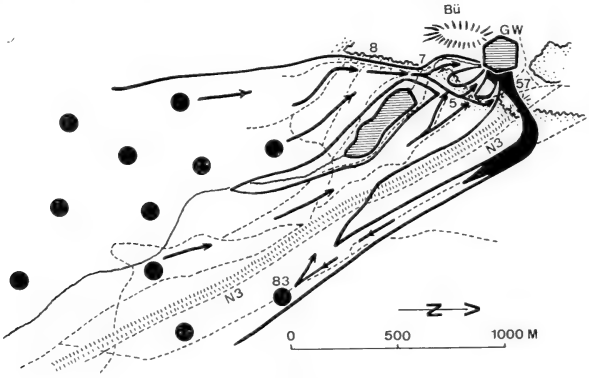


ABB. 21.

Schematische Rekonstruktion typischer Wanderzüge auf Grund häufiger Fang-WF-Verbindungslinien: Die Kröten brechen im August aus den Sommerquartieren (schwarze Punkte) auf. Kröten, die schon im Herbst zum Waldrand bei 8 vorstossen, dringen bei 7 in den Wald südöstlich von 5 ein und erscheinen im Frühjahr auf 5. Im Frühjahr auf 8 wandernde Kröten biegen bei 7 dem Krebsbach entlang ziehend zum GW ab. Früh im Frühjahr auf 5 erscheinende Kröten ziehen bis zur Waldecke vor 57 dem Waldrand entlang und drehen dann zum GW ab; spät auf 5 erscheinende Kröten verlassen den Waldrand direkt in Richtung zum GW (vgl. Abb. 17). Schwarzer Wanderzug: ein Teil der aus dem Gebiet um 83 stammenden, über 5 zum GW anwandernden Kröten verlässt nach der LZ den GW über 57, Krete, N3 und wandert parallel zur Krete und N3 in den Raum um 83 zurück.

Tiere verlässt den LP 1 in Richtung der Schenkel der nördlichen Haarnadelkurve, weshalb hier auf der Abwanderung viele, auf der Anwanderung nur einzelne Kröten überfahren werden (Wiederfänge Markierter). Das Abwanderungsmuster 1964 und 1965 zeigte, dass ein Teil der Kröten, die ihr Sommerquartier in der Gegend von 83 (Abb. 21) haben, nach dem Traversieren der Krete oberhalb der Haarnadelkurve östlich der N 3 und parallel dazu weiter wanderten. Die Routen der Laichwanderung und der Rückkehr ins Sommerquartier können zusammengenommen also eine Schleife bilden, durch die ein Waldstreifen von bis zu 500 m Breite umschrieben wird (vgl. TWITTY, GRANT und ANDERSON, 1967 b).

Die Anwanderung den Waldkulissen bei 8 und 5 entlang spricht ebenfalls nicht für, sondern gegen das Befolgen individuell festgelegter Routen: ein Teil

der Kröten wandert im Herbst in Fortsetzung von 8 in den Waldbereich südlich von 5 hinein; diese Kröten erscheinen dann auf der Frühjahrswanderung zu 1 auf 5 (HEUSSER, 1968 c, vgl. Abb. 21). Ob eine Kröte diesen gegebenenfalls einen rechten Winkel enthaltenden Umweg macht, hängt lediglich davon ab, ob sie im Herbst auf 8 schon soweit an den LP 1 herangekommen ist, dass sie für eine weitere Annäherung den Wald verlassen müsste: im Frühjahr über 8 anwandernde ziehen spätestens von 7 an dem Krebsbach entlang zum GW; nur die im Herbst anwandernden dringen zur Ueberwinterung in den Wald südöstlich 5 ein. Auf 5 ziehen nur solche Kröten dem Waldrand entlang nach Norden, die den Waldrand an einem frühen und kühlen Abend erreichen (Abb. 17). Die Kulissenwanderung spricht also nicht für das erinnerungsmässige Befolgen individueller Routen; die Orientierungsleistung besteht vielmehr darin, dass die Kröten trotz der irreführenden „Tendenz zum Wald" den LP finden (vgl. TWITTY, 1966). Irreführend können auch Waldwege und andere Leitlinien wirken, die wohl nach dem Prinzip des geringsten Widerstandes begangen werden (vgl. EIBL-EIBESFELDT (1950), JUNGFER (1943), KLEINSTEUBER (1964), MOORE (1954)), wobei Abweichungen von der LP-Weisung bis zu 90° in Kauf genommen werden (HEUSSER, 1967). Je homogener der Wald ist, desto geradliniger peilen die Kröten den LP an.

Gegen das Benützen individueller bekannter Wege spricht auch, dass sich die Kröten in Gebäude und leere Schwimmbassins verrirren können (MOORE, 1954), und dass sie den LP trotz starker Veränderungen des Landschaftsbildes wiederfinden (für die durch dicht besetzte Sommerquartiere führende N 3 wurde eine breite Schneise in den vorher geschlossenen Wald geschlagen; vgl. Abb. 1). In den Frühjahren 1964 und 1965 wurde in das in nördlicher Richtung verlaufende Strassenstück 5 wegen Kabelverlegungen ein 2—4 m tiefer Graben gebaggert, in den viele Kröten bei der An- und Abwanderung fielen. Der Grund des Grabens und die sich von dort aus ergebende Perspektive waren für die Kröten sicher unbekanntes Gebiet. Die anwandernd hineingefallenen Kröten sammelten sich alle an dem dem LP nächstgelegenen Ende bei der Haarnadelkurve an (57 vgl. Abb. 17), die abwandernd hineingefallenen am LP-entferntesten Punkt bei der Mündung von 19 in 5.

Obschon viele Kröten nicht auf einer Linie zwischen Sommerquartier und LP pendeln, bleibt das von einer Kröte während ihres Lebens durchstreifte Gebiet flächenmässig klein. Die Ortstreue in den Sommerquartieren von 50—150 m Durchmesser selbst über mehrere Sommer macht es wahrscheinlich, dass die meisten Kröten nur 1, vielleicht 2 Sommerquartiere, 1—3 „Kanäle" zum eigenen LP sowie diesen selbst kennen. Das Abfangen wandernder Tiere aus bekanntem Einzugsgebiet erlaubt Verfrachtungen über relativ kurze Distanzen in mit Sicherheit nicht betretenes Gebiet (z.B. von 5 zu Bü und WM, vgl. p. 472). Mit grosser Sicherheit unbekanntes Gebiet sind auch fremde LP (Verfrachtung von 3 zu 1, Versuch 71) sowie Orte, die erfahrungsgemäss schwach begangen werden, also

vor der Entstehung der Population bei 16 die Strecke 7-15-16 (Verfrachtungen von 1 zu 15, Versuche 17, 18). Da die GW- und WW- Populationen durch einen 1 km breiten, krötenfreien Streifen von der nächstnördlichen Population in den Leilöchern (LL, Abb. 1) getrennt sind, führen auch Verfrachtungen nach Norden (Versuche auf Abb. 10) in unbekanntes Gebiet, ebenso Verfrachtungen mit Seitenwechseln bezüglich des Krebsbaches (vgl. p. 478).

Die Verfrachtungen erfolgten jeweils in geschlossenen Metall- und Holzbehältern im Auto via Umweg durch unbekanntes Gebiet (Markierung in Rüschlikon, Zürich oder Forch). Bei der Aussetzung eilen die dichtverpackten Kröten zuerst sternförmig auseinander, was nicht als Erkundigungsausflüge zu missverstehen ist; dieses ungerichtete Umherlaufen führt nicht über ein Gebiet von 100 m Durchmesser hinaus (vgl. Ortsfremde). Die Kröten suchen vielmehr auch aus ihnen unbekanntem Gebiet—evtl. nach einer zeitweiligen Irreführung durch Landschaftsmerkmale—sowohl den LP als auch das Sommerquartier gerichtet auf. Auch in den Arenenversuchen von KLEINSTEUBER und mir sind die üblicherweise in Betracht gezogenen Landschaftsmerkmale ausgeschaltet worden.

Bei einer erinnerungsmässigen Orientierung wäre ein positiver Effekt der Erfahrung bei älteren Individuen zu erwarten. Teilt man eine ohne Auswahl, gesammelte ♂♂-Gruppe in zwei Hälften bezüglich ihrer Grösse (bis 64 mm und 65 mm und mehr messende), wird die Gruppe der kleineren Kröten—da auch nach erreichter Geschlechtsreife eine Korrelation zwischen Grösse und Alter besteht—auf Grund von populationsdynamischen Daten (HEUSSER, 1968 b) ca. 50% jungadulte, erstmals wandernde Individuen enthalten. Bei den Verfrachtungen von 5 zu Bü ist bei den kleineren ♂♂ kein Unterschied in der WF-Rate am GW zu finden im Vergleich zu unverfrachtet auf 5 ausgesetzten kleineren ♂♂ und im Vergleich zu dem im LP 1 fangbaren Anteil kleinerer ♂♂ (Tab. 5, 6).D.h., dass die in der Gruppe der kleineren ♂♂ etwa zur Hälfte vertretenen Erstwandernden, die vor dem ersten Erreichen des LP 1 auf 5 abgefangen und in unbekanntes Gebiet (Bü) verfrachtet werden, den LP gleich gut finden wie ältere ♂♂, welche die Wanderung schon mehrmals hinter sich gebracht haben. Die leichtere Ablenkbarkeit zum fremden LP 3 der 1965 von 5 zu 17 verfrachteten Junioren (bis 60 mm, Versuch 100, vgl. Versuch 101, Abb. 4) ist evtl. der Antriebskomponente zuzuschreiben, besonders da 3 dieser Junioren in der folgenden LZ (1966) dennoch im LP 1 zu fangen waren.

Es gibt keine Hinweise für eine erinnerungsmässige Orientierung an bekannten Landmarken auf der LP-Wanderung und auf der Wanderung ins Sommerquartier; die Kröten finden den LP und das Sommerquartier auch aus in bezug auf die berücksichtigten Merkmale unbekanntem Gebiet.

Dagegen halte ich es für wahrscheinlich, dass sich die Kröten innerhalb ihrer Sommerquartiere an Landschaftsmerkmalen orientieren; Bufoniden zeigen eine gute Raumeinsicht im Wohn- und Beutekreis (ALEXANDER (1965), BRAGG (1940 c),

BRATTSTROM (1962), FATIO (1872), FERGUSON (1960), FRANZ (1927), FREISLING (1948), GALLARDO (1958), KATZ (1948), LUTZ (1934)).

3. *Kinästhetische Orientierung.*—Die Orientierung nach gespeicherten taktilen und kinästhetischen Eindrücken (EIBL-EIBESFELDT, 1950) oder auf Grund eines Muskelgedächtnisses im Sinne BUYTENDJIKS (1918) entspricht funktionell einer Introjektion der topographischen Erinnerung von Punkt 2 und ist durch die gleichen Befunde wie jene auszuschliessen (Rückkehr aus unbekanntem Gebiet, Arenenversuche, kein Effekt fehlender Erfahrung bei jungen Kröten). Dass die Kröten auf der LP-Wanderung nicht ihre erste Wanderung vom Brutplatz ins Sommerquartier motorisch „rückwärtsbuchstabieren" müssen, zeigen alle Verfrachtungen; man müsste schon eine interne ständige Extrapolation jeder Bewegung in bezug auf die *Richtung* des LP im Sinne der Hypothese von BARLOW (1964, s.u.) annehmen.

C. BEKANNTE RICHTUNG

1. *Eine Hauptrichtung.*—Dass die Kröten nicht nur in einer Hauptrichtung wandern, wobei sie sich menotaktisch, an einer sehr weit entfernten Richtmarke orientieren würden (z.B. Gestirne, Nordpol, Gebirge), zeigen die Kompensationen der Verfrachtung in bezug auf die Richtung des Zieles (Verfrachtungen von 5 zu Bü, von 17 zu 5/6, von 1 zu 2, von 2 zu 3, von 1 nach Norden etc.) und die bis rechtwinkligen Kursänderungen nach spontanen Umwegen den Waldrändern und Wegen entlang.

2. *Sonne, Mond und Sterne.*—FERGUSON, LANDRETH und Mitarbeiter haben eine *Kompassorientierung* nach Gestirnen bei *Taricha granulosa, Ascaphus truei, Bufo fowleri, Acris gryllus* und *A. crepitans, Pseudacris triseriata* und *Rana catesbeiana* als einen basalen Orientierungsmodus der Amphibien nachgewiesen (FERGUSON (1963 a, b, 1966), FERGUSON und LANDRETH (1966), FERGUSON, LANDRETH und MCKEOWN (1967), FERGUSON, LANDRETH und TURNISPEED (1965), FERGUSON, MCKEOWN und BOSARGE (1968), LANDRETH und FERGUSON (1966 b, 1967 a, b, c, 1968)). Die auch von Arthropoden (z.B. DEBENEDETTI (1963), ERCOLINI (1964), v. FRISCH (1965), PAPI und PARDI (1963), PARDI und ERCOLINI (1966)), Fischen (z. B. HASLER, HORRALL, WISBY und BRAEMER, 1958), Reptilien (BIRUKOW, FISCHER und BÖTTCHER (1963), K. FISCHER (1961, 1964)), Säugern (LÜTERS und BIRUKOW, 1963) und Vögeln (z. B. KRAMER (1952), SCHMIDT-KOENIG (1961 a)) bekannte Gestirnkompassorientierung ist im Prinzip überall dort—wenigstens als Laboreffekt—zu erwarten, wo eine innere Uhr besteht, der Gestirnsstand wahrgenommen und zwischen beiden eine Assoziation hergestellt werden kann; sie wäre also wahrscheinlich auch bei *Bufo bufo* nachweisbar.

FERGUSON et al. wiesen zwei Reaktionstypen nach: entweder orientieren sich die von einem ihnen bekannten Uferverlauf weggefangenen Frösche am Aussetzungsort senkrecht zum ursprünglichen Uferverlauf aus (Y-Achse-Konzept), also

parallel verschoben bei Seitwärtsverfrachtungen, oder sie zeigen, wenn mit Sicht auf die Sonne verfrachtet, in die Gegenrichtung, in der die Verfrachtung erfolgte. Die Erdkröten kompensieren dagegen sinngemäss zum Ziel, wenn sie seitwärts oder auf die andere Seite des LP verfrachtet werden (Verfrachtungen von 5 zu Bü, von 1 zu 15, von 1 nach Norden etc.), was die Y-Achse-Orientierung ausschliesst. Damit, dass auch auf der Wanderung abgefangene Kröten zum Ziel, nicht zum Fangort kompensieren, ist auch die Orientierung in die Gegenrichtung der Verfrachtungsrichtung ausgeschlossen. Im übrigen haben diese Argumente nur die Bedeutung einer doppelten Sicherung, da die Kröten erstens in gedeckten, undurchsichtigen Behältern nachts im Auto verfrachtet wurden, und weil sie zweitens am zügigsten bei Regenwetter, also bei stark bedecktem Himmel wandern (HEUSSER, 1968 c, HEUSSER und OTT, 1968), eine Bedingung, bei der die Kompassorientierung nach Gestirnen bei Amphibien zu versagen pflegt. Auch in den Arenenversuchen von KLEINSTEUBER und mir wurde die Kompassorientierung nach Mond und Sternen ausgeschlossen (die Sonnenkompassorientierung kommt für unsere rein nächtlich wandernden Populationen ohnehin nicht in Betracht).

Man sollte m.E. die Gestirnkompassorientierung für das LP-finden über grössere Distanzen bei Amphibien nicht überschätzen: auch Arten, bei denen die Kompassorientierung nachgewiesen ist, wandern bevorzugt bei Regen (LANDRETH und FERGUSON, 1966 a, b vgl. p. 489). Die in Arenen gefundene Kompassorientierung bei Fluchtreaktionen oder nach Dressuren muss nicht notwendigerweise auch auf der Laichplatzwanderung in Anwendung kommen. Dass die am Ufer gefangenen Frösche bei bedecktem Himmel desorientiert sind, heisst nicht, dass sie bei der Laichwanderung auf den Sonnenkompass angewiesen sind; die Stimmung der verwendeten Tiere sollte bekannt sein: auch *Bufo bufo* ist nach der Umstimmung am LP nicht mehr auf den LP bezogen (Tab. 2). Bei Arten, die sich wie *Bufo bufo* zwischen Metamorphose und erster Laichwanderung weit vom LP entfernen, müsste ein sehr gutes Richtungsgedächtnis angenommen werden, das auch nach mehrmonatigen Ueberwinterungen noch die Richtung zum LP weiss, denn die Sonnenkompassorientierung erklärt in keinem Fall die Richtungwahl, lediglich, wie eine eingeschlagene Richtung auch in homogenem Gelände eingehalten werden kann. Nach Verfrachtungen würden die Tiere parallel zur LP-Richtung wandern, was bei *Bufo bufo* wie erwähnt nicht der Fall ist.

Ich halte es dagegen für wahrscheinlich, dass die eben metamorphosierten Jungen, wenn sie bei Tag in dichter Vegetation gerichtet den Weiher verlassen, die gewählte Richtung mit einem Sonnenkompass einhalten (noch keine experimentellen Befunde).

3. *Navigation.*—Die Kröten verhalten sich so, als ob sie navigieren würden, da sie Verfrachtungen nicht nur in Bezug auf den Fang-, sondern auch in Bezug auf den Zielort (LP, Sommerquartier) richtungsmässig kompensieren, wenn sie

auf der Wanderung zum Ziel abgefangen werden. Eine Navigation nach Gestirnen im Sinne der Hypothesen von MATTHEWS (1955) und PENNYCUICK (1960) ist aber wegen der kleinen Verfrachtungsdistanzen (Kröten kompensieren Verfrachtungen unter 100 m, Versuche 23, 24, 62, 126; die meisten Verfrachtungen fanden im Rahmen von 200—500 m statt) ausgeschlossen, wenn die Navigation selbst für Verfrachtungen über grosse Distanzen bei Vögeln auf Grund der Grenzen ihrer sensorischen Ausstattung unwahrscheinlich ist (ADLER, 1963, LINDAUER, 1963, SCHMIDT-KOENIG, 1961 b, 1964), abgesehen von der erwähnten Unabhängigkeit der Wanderung von der Gestirnswahrnehmung.

D. FUNKTIONELLE ANALOGA ZU DEN DISKUTIERTEN ORIENTIERUNGSWEISEN

Nachdem die bisher üblichen Orientierungshypothesen für das Auffinden der LP und der Sommerquartiere ausgeschlossen worden sind, ist die Orientierungsweise der Erdkröte unbekannter denn je. Zwar sind bei Erdkröten Reaktionen auf geruchliche Reize, hydrische Gradienten, Landschaftsmerkmale und Geländeneigungen als Laboreffekte nachweisbar; sie erklären aber das LP-Finden nicht. Die Sache wird auch nicht besser, wenn man eine Orientierung nach kombinierten bekannten Reizen annimmt: die während der Anwanderung auf 5 abgefangenen und hinter Bü versetzten Kröten (Versuche 7, 13, 14, 39-43) finden ihren LP 1 aus unbekanntem Gebiet von der Gegenseite des LP, mit umgekehrter Bodenneigung, ohne dass andere Kröten an den LP rufen, mit verstopften Nasenlöchern oder durchtrennten Geruchsnerven, wobei sie gegebenenfalls einen fremden LP (2) durchqueren. Die grösste Verfrachtungsdistanz, aus der Kröten zurückwandern, scheint zwischen 3 km und 5 km zu liegen (Tab. 8), was nicht ausschliesst, dass die Kröten auch aus grösseren Distanzen orientiert sind (in KLEINSTEUBERS Arenenversuchen aus 7,2 km, in meinen Versuchen aus 9 km; vgl. TWITTY, GRANT und ANDERSON, 1967); die Orientierung ist nur eine Komponente der Rückkehrleistung.

Von Säugern und Vögeln sind ebenfalls Orientierungsweisen bekannt, die zur Zeit allen Erklärungsversuchen auf sensorischer Basis widerstehen. (vgl. z.B. BOVET, 1960—1965, GERDES, 1962, LINDENLAUB, 1955, 1960, PRECHT und LINDENLAUB, 1954). F. SCHNEIDER (1960-1964) wies beim Maikäfer, *Melolontha vulgaris*, Reaktionen auf magnetische und elektrische Felder sowie auf Veränderungen des lokalen Massenverteilungsmusters nach, Orientierungsweisen, die bei der Erdkröte noch nicht berücksichtigt wurden.

Obschon es riskant ist, neue Hypothesen vor ihrer experimentellen Prüfung mit Argumenten zu beurteilen, kann ihre Wahrscheinlichkeit auf Grund ihrer funktionellen Analogie zu überprüften Hypothesen bis zu einem gewissen Grad eingeschätzt werden: Hypothesen, die eine Orientierung nach dem *Prinzip des bekannten Weges*, aber auf Grund von bisher nicht berücksichtigten Merkmalen

(z.B. Feintopographie elektrischer und magnetischer Felder, Massenverteilung) annehmen, unterliegen wie die Annahme einer visuellen oder geruchlichen Landschaftskenntnis der Bedingung, dass die orientierenden Muster den Tieren auf Grund früherer Aufenthalte in ihrem Wahrnehmungbereich bekannt sein müssen. Umgekehrt gilt das Argument der zu kleinen Verfrachtungsdistanzen auch für eine *ausseroptische Navigation* (z.B. nach der Massenwirkung von Gestirnen und Gebirgen); das Navigationsproblem wird bei kurzen Distanzen nicht kleiner, sondern grösser. Einer von BARLOW (1964) vorgebrachten Navigationshypothese zufolge würde sich das Tier nach Trägheitskräften orientieren, indem es sämtliche z.B. bei einer Verfrachtung vorkommenden Winkelbeschleunigungen und -geschwindigkeiten (!) registriert und daraus ständig die Richtung des Ziels extrapoliert; auch die Registrierung der Distanzen müsste man fordern, wenn die tatsächliche Zielrichtung ohne bekannte äussere Fixpunkte ermittelt werden soll. Für die Erdkröte würde das bedeuten, dass sie ab Metamorphose (als 10 mm grosses Tier) während 3-5 Jahren jede ihrer aktiven und passiven Körperwendungen sowie die zurückgelegten Distanzen auf dem Weg ins Sommerquartier, bei allen Jagdstreifzügen, beim Ueberwintern etc. hinlänglich genau registriert und auf die Lage des LP extrapoliert, dass sie auf einer 500—1500 m langen Wanderung als 60 mm grosses Individuum den LP auf 100 m genau finden könnte. Während der durch die 5-6 monatige Winterruhe unterbrochenen Laichwanderung müsste gleichzeitig die Richtung ins verlassene Sommerquartier konserviert werden. Dennoch machen die Kröten „freiwillige" Umwege, so dass die gesamte Route eine Schleife bilden kann. Auch die zwischen Fang und Verfrachtung dicht verpackt und sich ständig verknäuelnd während einigen Stunden mitgeführten und behandelten Kröten würden die extrapolierte Richtung des seit mindestens einem Jahr nicht mehr aufgesuchten LP—unter Verrechnung der im Auto zurückgelegten Umwegdistanzen—wieder einschlagen können, nachdem sie bei der Aussetzung zuerst sternförmig auseinandergestrebt waren. Wie bei der chemotaktischen Orientierung lassen sich beliebige Denkbarkeiten anfügen, ohne dass die Hypothese z.B. durch operative Eingriffe im Vestibularsystem oder durch Feststellung der sensorischen Grenze bei analogen Leistungen als zwingend falsifiziert anerkannt werden müsste.

Bei einer *direkten Wahrnehmung des LP* nach andern als den in Betracht gezogenen Reizen, besteht die Schwierigkeit, auf die KLEINSTEUBER hinweist: wieso und auf welche Weise sollen benachbarten LP verschiedene „Werte" zukommen, die für den LP über Jahre hinweg, sowohl im Herbst, als auch im Frühjahr charakteristisch sind, die nach seiner Aufschüttung erhalten bleiben und doch nirgends auf dem Trockenen vorkommen und die selbst innerhalb eines fremden LP nicht „übertönt" sind.

Die Erdkröte findet die Richtung des LP und des Sommerquartiers unter Bedingungen, bei denen ein Mensch sich nicht sensorisch orientieren könnte

(Kurzdistanzverfrachtungen innerhalb des Waldes in unbekanntes Gebiet über Umweg durch unbekanntes Gebiet, bei bedecktem Himmel, ohne exploratorische Exkursionen). Wie sie sich dabei orientiert, ist völlig unbekannt. Dem entspricht die Tatsache, dass sich der „Laichplatz" bis jetzt auf keine andere Weise charakterisieren lässt, denn als Ort, wo sich alljährlich im Frühjahr die gleiche Krötenpopulation einstellt.

Zusammenfassung.

In Erdkröten-Populationen *(Bufo bufo bufo)*, die auf 4 Laichplätze in 2 benachbarten Weihern bei Thalwil, Zürich, bezogen sind, wurde die Orientierung zu den Laichplätzen und den meistens 500-1500 m davon entfernten Sommerquartieren untersucht, wobei 11 Fehlerquellen bekannt wurden, die bei Verfrachtungsversuchen zu berücksichtigen sind.

Durch das Markieren wandernder Kröten wurden die Einzugsgebiete der einzelnen Laichplätze festgestellt.

Die von der Anwanderung oder aus Laichplätzen verfrachteten Kröten finden den eigenen Laichplatz auch aus fremden Gewässern, fremden Laichplätzen—selbst innerhalb des gleichen Weihers—und aus unbekanntem Gebiet. Kröten, die ihren Laichplatz erreicht haben, bleiben während der gleichen Laichzeit dabei; sie bleiben dem gleichen Laichplatz auch über mehrere Jahre (lebenslänglich) treu, selbst nach Verfrachtungen in einen fremden Laichplatz.

Eingeführte Ortsfremde fanden die Thalwiler-Laichplätze unter günstigen Bedingungen nicht; ausgeführte Thalwilerkröten stellten keinen Bezug zu fremden Laichplätzen her.

Die Kröten suchen nach der Laichzeit ihre populationstypischen und individuell bestimmten Sommerquartiere wieder auf, wobei sie Verfrachtungen in fremde Laichplätze und in unbekanntes Gebiet richtungs- und distanzmässig ausgleichen.

Frei verfrachtete Gruppen und einzeln in einer oben offenen Arena laufende Individuen können durch Waldkulissen und Helligkeitsgradienten kurzfristig irregeführt werden, indem sie sich am Aussetzungsort zunächst gleichsinnig wie am Fangort zu solchen Landschaftsmerkmalen einstellen. Später kompensieren sie die Verfrachtung sinngemäss in bezug auf die Lage des Ziels. In einer oben gedeckten Arena weisen die Kröten im Freien und in Innenräumen aus bis zu 9 km Entfernung zeitweise zum Laichplatz, zeitweise in die Gegenrichtung und zeitweise in „zufällige" Richtungen.

Folgende hypothetische Orientierungsweisen können als mit Sicherheit nicht massgebend beteiligt beim Laichplatz- und Sommerquartier—Finden ausgeschlossen werden: zufälliges Zielfinden, visuelle Zielwahrnehmung, Hydro-, Hygro-, Chemo-, Geotaxis und akustische Anlockung, erinnerungsmässige visuelle,

geruchliche oder kinästhetische Kenntnis der Topographie, Befolgen einer Hauptrichtung, Kompassorientierung und Navigation nach Sonne, Mond, Sternen und andern sehr weit entfernten Fixpunkten (visuell); funktionelle Analoga zu diesen Orientierungstypen werden diskutiert.

Die Orientierungsweise von *Bufo bufo* beim Laichplatz- und Sommerquartier-Finden ist völlig unbekannt.

Summary

The orientation of the common Toad *(Bufo bufo bufo)* belonging to 4 breeding places in 2 neighbouring ponds near Zurich, Switzerland, was investigated, both in relation to specific breeding places and in relation to the summer quarters. Eleven sources of errors were found, which have to be considered in displacement experiments.

By means of marking wandering individuals their belonging to a specific breeding place was established, according to their definite migration ways.

Toads captured on the breeding migration or in breeding places and displaced were able to find again their own breeding places from other ponds, other breeding places—even in the same pond—as well as from unknown areas up to 3 km. Toads do not change their breeding places spontaneously, they show lifelong fidelity to the same place, even when displaced into other breeding places.

Introduced foreign toads could not find the breeding places of our indigenous populations, even in easy conditions; translocated toads of our populations did not accept the breeding places of the foreign populations.

After the breeding season, toads return to their individual summer quarters, distant at most of 500-1.500 m. from the breeding place. Displaced groups and individuals tested in an open arena can readily be mislead by edges of forests and by gradients of brightness, because they use the same orientation as they use to do at their location of capture. Later they take the correct direction towards their goal. In a covered arena, standing free or indoors (up to 9 km.) toads are moving sometimes towards the breeding place, sometimes in the opposite direction and sometimes in other directions.

The following hypothetical orientation mechanisms are certainly not involved in an appreciable manner in the localization of the breeding places and summer quarters: goal-finding by chance, visual and auditory goal-perception, hydro-, hygro-, chemo- and geotaxis, topographical memory by means of visual, olfactory and kinäesthetical cues, following a main direction, compass orientation and navigation in relation to sun, moon, stars and other distant points; funcionnally analogous hypotheses are discussed.

The orientation mechanism in *Bufo bufo* to the breeding places and the summer quarters remains fully unknown.

Résumé

Le sujet de ce travail est l'étude de l'orientation du crapaud commun *(Bufo bufo bufo)* entre des quartiers d'été à Thalwil (Zürich) et 4 frayères situées dans 2 étangs voisins. En cours d'étude, 11 sources d'erreur sont apparues et sont prises en considération dans l'interprétation des résultats des expériences de déplacements.

Par le marquage de crapaud en déplacement vers les lieux de ponte (frayères), on a pu établir des itinéraires bien définis.

Des crapauds déplacés artificiellement, soit pendant la migration, soit après avoir trouvé leur frayère, reviennent et retrouvent leur propre place, même s'ils sont transportés dans un autre étang, une autre frayère, et aussi s'ils sont déplacés dans un territoire inconnu. Les crapauds ne changent pas spontanément de lieu de ponte; ils lui sont fidèles, même s'ils sont déplacés dans une autre frayère.

Des crapauds étrangers importés ne trouvent pas les lieux de ponte de nos populations; également, nos crapauds dépaysés dans un territoire inconnu ne trouvent pas de frayères dans ce territoire.

Après la période de ponte, les crapauds regagnent leurs quartiers d'été individuels, situés en général à une distance de 500 à 1500 m du lieu de frai. S'ils sont déplacés, au cours de cette migration, ils savent corriger les écarts et retrouver leurs quartiers d'été.

Des groupes ainsi déplacés et des individus mis dans une arène découverte font parfois d'abord fausse route, déroutés qu'ils sont par des lisières et des degrés de clarté; ils s'orientent alors dans le même sens où ils allaient au moment de la capture. Néanmoins, ils corrigent bientôt leur direction. Dans une arène couverte, soit en plein air, soit dans des bâtiments, ils s'orientent quelquefois dans la direction du lieu de ponte (jusqu'à une distance de 9 km), quelquefois dans la direction opposée et quelquefois au hasard.

Les méthodes d'orientation suivantes ne sont certainement pas valables, entre lieux de ponte et quartiers d'été: orientation au hasard, par vision directe, par hydro-, hygro-, chimio-, ou géotaxie, par audition (ouïe?), par mémoire topographique visuelle olfactive ou kinesthésique, par orientation de compas, par navigation (lumière du soleil, de la lune, des étoiles ou d'autres points fixes éloignés). Des variantes de ces types d'orientation sont examinées et discutées.

Le mode d'orientation du crapaud *Bufo bufo*, entre frayères et quartiers d'été, reste complètement inconnu.

11. LITERATUR

ADLER, H. E. 1963. *Psychophysical limits of celestial navigation hypotheses.* Ergebn. Biol. 26: 235-252.

ALEXANDER, T. R. 1965. *Observations on the feeding behavior of Bufo marinus (Linne).* Herpetologica 20: 255-259.

ANDERSON, J. D. 1961. *The life history and systematics of Ambystoma rosaceum.* Copeia 1961: 371-377.

— 1967. *A comparison of the life histories of coastal and montane populations of Ambystoma macrodactylum in California.* Amer. Midl. Nat. 77: 323-255.

ANDERSON, P. K. 1954: *Studies in the ecology of the narrow-mouthed toad, Microhyla carolinensis carolinensis.* Tulane Stud. Zool. 2: 15-46.

BARLOW, J. S. 1964: *Inertial navigation as a basis for animal navigation.* J. theoret. Biol. 6: 76-117.

BELLIS, E. D. 1962: *The influence of humidity on wood frog activity.* Amer. Midl. Nat. 68: 139-148.

BIRUKOW, G., K. FISCHER und H. BÖTTCHER. 1963. *Die Sonnenkompassorientierung der Eidechsen.* Ergebn. Biol. 26: 216-234.

BLAIR, W. F. 1960. *A breeding population of the mexican toad (Bufo valliceps) in relation to its environment.* Ecology 41: 165-174.

BLANCHARD, F. N. 1930. *The stimulus to the breeding migration of the spotted salamander, Ambystoma maculatum (Shaw).* Amer. Nat. 64: 154-167.

BOGERT, C. M. 1947. *A field study of homing in the carolina toad.* Amer. Mus. Nov. 1355: 1-24.

— 1960. *The influence of sound on the behavior of amphibians and reptiles.* Animal sounds and communication. Amer. Inst. Biol. Sci. 7: 137-320.

— 1962. *Isolation mechanisms in toads of the Bufo debilis group in Arizona and western Mexico.* Amer. Mus. Nov. 2100: 1-37.

BOULENGER, G. A. 1912. *Some remarks on the habits of British frogs and toads with reference to Mr. Cummings recent communication on distant orientation in Amphibia.* Proc. Zool. Soc. London 1912: 19-22.

BOVET, J. 1960. *Experimentelle Untersuchungen über das Heimfindevermögen von Mäusen.* Z. Tierpsychol. 17: 728-755.

— 1962. *Influence d'un effet directionnel sur le retour au gîte des Mulots fauve et sylvestre (Apodemus flavicollis Melch. et A. sylvaticus L.) et du Campagnol roux (Clethrionomys glareolus Schr.) (Mammalia, Rodentia).* Z. Tierpsychol. 19: 472-488.

— 1964. *Nécessité d'une approche neurophysiologique dans l'étude du comportement de retour au gîte chez les Rongeurs.* Actes Soc. helv. sci. nat. 1964: 216-220.

— 1965. *Ein Versuch, wilde Mäuse unter Ausschluss optischer, akustischer und osmischer Merkmale auf Himmelsrichtungen zu dressieren.* Z. Tierpsychol. 22: 839-859.

BRAGG, A. N. 1940 a. *Observations on the ecology and natural history of Anura. I. Habits, habitat and breeding of Bufo cognatus Say.* Amer. Nat. 74: 322-349, 424-438.

— 1940 b. *Observations... II. Habits, habitat and breeding of Bufo woodhousii (Girard) in Oklahoma.* Amer. Midl. Nat. 24: 306-321.

— 1940 c. *Observations... VI. The ecological importance of the study of the habits of animals as illustrated by toads.* Wasmann Coll. 4: 6-16.

— 1941. *Observations... VIII. Some factors in the initiation of breeding behavior.* Turtox News 19: 3 p.

— 1943 a. *Observations... XV. The Hylids and Microhylids in Oklahoma.* Great Basin Nat. 4: 62-80.

BRAGG, A. N. 1943 b. *Observations... XVI. Life-history of Pseudacris clarkii (Baird) in Oklahoma.* Wasmann Coll. 5: 129-140.

— 1944/45. *Observations... XII. The spadefoot toads in Oklahoma with a summary of our knowledge of the group.* Amer. Nat. 78/79: 517-533, 52-72.

— 1945. *Breeding and tadpole behavior in Scaphiopus hurterii near Norman, Oklahoma, Spring 1945.* Wasmann. Coll. 6: 69-78.

— 1961. *A theory of the origin of spade-footed toads deduced principally by a study of their habits.* Animal Behaviour 9: 178-186.

— 1965. *Gnomes of the night, the spadefoot toads.* Univ. Pennsylv. press, Philadelphia, 127p.

BRATTSTROM, B. H. 1962. *Homing in the giant toad, Bufo marinus.* Herpetologica 18: 176-180.

BUYTENDIJK, F. J. J. 1918. *Instinct de la recherche du nid et expérience chez les crapauds (Bufo vulgaris et Bufo calamita).* Arch. Néer. Physiol. 3 c: 1-50.

CHURCH, G. 1960. *Annual and lunar periodicity in the sexual cycle of the javanese toad, Bufo melanostictus Schneider.* Zoologica 44: 181-188.

— 1961. *Seasonal and lunar variation in the numbers of mating toads in Bandung (Java).* Herpetologica 17: 122-126.

COURTIS, S. A. 1907. *Response of toads to sound stimuli.* Amer. Nat. 41: 677:682.

CUMMINGS, B. F. 1912. *Distant orientation in Amphibia.* Proc. Zool. Soc. London 1912: 8-19.

CUMMINS, H. 1920. *The role of voice and coloration in spring migration and sex recognition in frogs.* Jour. Exp. Zool. 30: 325-343.

CZELOTH, H. 1930. *Untersuchungen über die Raumorientierung von Triton.* Z. vgl. Physiol. 13: 74-163.

DEBENEDETTI, E. T. 1963. *Preliminary observations on the orientation of Talitrus saltator in fresh and sea water.* Naturwiss. 50: 25-26.

DOLE, J. W. 1965. *Summer movements of adult leopard frogs, Rana pipiens Schreber, in northern Michigan.* Ecology 46: 236-255.

— 1967. *Spring movements of leopard frogs, Rana pipiens Schreber, in northern Michigan.* Amer. Midl. Nat. 78: 167-181.

— 1968. *Homing in leopard frogs, Rana pipiens.* Ecology 49: 386-399.

EIBL-EIBESFELDT, I. 1950. *Ein Beitrag zur Paarungsbiologie der Erdkröte (Bufo bufo L.).* Behaviour 2: 217-236.

ERCOLINI, A. 1964. *Ricerche sull'orientamento astronomico di anfipodi litorali della zona equatoriale IV.* Redia 49: 119-128.

EWERT, J. P. 1965. *Der Einfluss peripherer Sinnesorgane und des Zentralnervensystems auf die Antwortbereitschaft bei der Richtbewegung der Erdkröte (Bufo bufo L.).* Diss. Göttingen 69 p.

FATIO, V. 1872. *Faune des vertébrés de la Suisse, III. Histoire naturelle des Reptiles et des Batraciens.* Genf und Basel, 605+VI+13 p.

FERGUSON, D. E. 1960. *Observations on movements and behavior of Bufo fowleri in residential areas.* Herpetologica 16: 112-114.

— 1963 a. *Orientation in three species of anuran amphibians.* Ergebn. Biol. 26: 128-134.

— 1963 b. *A comparative study of homing behavior in three species of anuran amphibians.* Final Report subm. Nat. Sci. Found. 20 p.

— 1966. *Sun-compass orientation in anurans.* In: animal orientation and navigation. Oregon State Univ. press. 21-34.

FERGUSON, D. E. u. H. F. LANDRETH. 1966. *Celestial orientation of Fowlers toad Bufo fowleri.* Behaviour 26: 105-123.

FERGUSON, D. E., H. F. LANDRETH u. J. P. MCKEOWN. 1967. *Sun compass orientation of the northern cricket frog, Acris crepitans.* Anim. Behav. 15: 45-53.

FERGUSON, D. E., H. F. LANDRETH u. M. R. TURNIPSEED. 1965. *Astronomical orientation of the southern cricket frog, Acris gryllus.* Copeia 1965: 58:66.

FERGUSON, D. E., J. P. MCKEOWN u. O. S. BOSARGE. 1968. *Sun-compass orientation of bullfrogs.* Copeia 1968: 230-235.

FINDEISEN, A. 1966. *„Krötenregen" in der Eifel.* Tier 6: 24.

FISCHER, H. 1955. *Les méthodes statistiques en psychologie et en pédagogie.* Neuchâtel u. Paris.

FISCHER, K. 1961. *Untersuchungen zur Sonnenkompassorientierung und Laufaktivität der Smaragdeidechsen (Lacerta viridis Laur.).* Z. Tierpsychol. 18: 450-470.

— 1964. *Spontanes Richtungsfinden nach dem Sonnenstand bei Chelonia mydas L. (Suppenschildkröte).* Naturwiss. 51: 203.

FLINDT, R. u. H. HEMMER. 1968. *Analyse des akustischen Geschlechtererkennungsmechanismus (Befreiungsrufe) bei Kröten (Genus Bufo).* Experientia 24: 285.

FRANZ, V. 1927. *Zur tierpsychologischen Stellung von Rana temporaria und Bufo calamita.* Biol. Zbl. 47: 1-12.

FRAZER, J. F. D. 1953. *The breeding habits of toads (Bufo bufo) in lake Windermere.* Brit. J. Herpet. 1: 153-159.

— 1966. *A breeding colony of toads (Bufo bufo (L).) in Kent.* Brit. J. Herpet. 3: 236-253.

FREISLING, J. 1948. *Studien zur Biologie und Psychologie der Wechselkröte (Bufo viridis Laur.).* Oesterr. Zool. Z. 1: 383-440.

FRISCH, K. VON. 1965. *Tanzsprache und Orientierung der Bienen.* Springer, Berlin, 578 p.

GALLARDO, J. M. 1958. *Observaciones sobre el comportamiento de algunos anfibios argentinos I. Referidas especialmente a la defensa, retorno y alimentación en Bufo arenarum Hensel y Leptodactylus ocellatus (L.).* Ciencia e Invest. 14: 291-302.

— 1961. *Observaciones biológicas sobre Hyla raddiana Fitz., de la provincia de Buenos Aires.* Ciencia e Invest. 17: 63-69.

GERDES, K. 1962. *Richtungstendenzen vom Brutplatz verfrachteter Lachmöwen (Larus ridibundus L.) unter Ausschluss visueller Gelände- und Himmelsmarken.* Z. wiss. Zool. 166: 352-410.

GRANT, D., O. ANDERSON u. V. TWITTY. 1968. *Homing orientation by olfaction in newts (Taricha rivularis).* Science 160: 1354-1356.

HASLER, A. D., R. M. HORRALL, W. J. WISBY u. W. BRAEMER. 1958. *Sun orientation and homing in fishes.* Limnol. Oceanogr. 3: 353-361.

HEATWOLE, H. 1962. *Environmental factors influencing local distribution and activity of the salamander, Plethodon cinereus.* Ecol. 43: 460-472.

HEUSSER, H. 1958 a. *Ueber die Beziehungen der Erdkröte (Bufo bufo L.) zu ihrem Laichplatz I.* Behaviour 12: 208-232.

— 1958 b. *Markierungen an Amphibien.* Vierteljahrsschr. Natforsch. Ges. Zürich 103: 304-320.

— 1958 c. *Zum geruchlichen Beutefinden und Gähnen der Kreuzkröte (Bufo calamita Laur.).* Z. Tierpsychol. 15: 94-98.

HEUSSER, H. 1960. *Ueber die Beziehungen der Erdkröte (Bufo bufo L.) zu ihrem Laichplatz II.* Behaviour 16: 93-109.

— 1964. *Zur Laichplatzorientierung der Erdkröte, Bufo bufo L.* Mitt. Natforsch. Ges. Schaffhausen 28: 101-112.

— 1967. *Amphibien-Strassen.* In: H. Hediger, die Strassen der Tiere, Vieweg, Braunschweig, 313 p., 162-168.

— 1968 a. *Die Lebensweise der Erdkröte, Bufo bufo (L.) ; Laichzeit : Umstimmung, Ovulation, Verhalten.* Vierteljahrsschr. Natforsch. Ges. Zürich 113: 257-289.

— 1968 b. *Die Lebensweise der Erdkröte, Bufo bufo (L.) ; Grössenfrequenzen und Populationsdynamik.* Mitt. Naturforsch. Ges. Schaffhausen 29: 29 p.

— 1968 c. *Die Lebensweise der Erdkröte, Bufo bufo (L.) ; Wanderungen und Sommerquartiere.* Rev. Suisse Zool. 75: 927-982.

— im Druck. *Der rudimentäre Ruf der männlichen Erdkröte (Bufo bufo).*

— u. R. HONEGGER. 1962/63. *Verhaltensforschung und Tierschutz am Beispiel der Erdkrötenpopulationen auf dem mittleren Zimmerberg.* Jb. z. Schutze d. Landschaftsbildes am Zürichsee 1962/63; 88-99.

— u. J. OTT. 1968. *Wandertrieb und populationsspezifische Sollzeit der Laichwanderung bei der Erdkröte, Bufo bufo (L.)* Rev. suisse Zool. 75: 1005-1022.

HINSCHE, G. 1923. *Ueber Bewegungs- und Haltungsreaktionen bei Kröten.* Biol. Zbl. 43: 16-26.

— 1926. *Ueber Brunst- und Kopulationsreaktionen des Bufo vulgaris.* Z. vgl. Physiol. 4: 564-606.

— 1928. *Kampfreaktionen bei einheimischen Anuren.* Biol. Zbl. 48: 577-617.

JAMESON, D. L. 1956. *Survival of some central Texas frogs under natural conditions.* Copeia 1956: 55-57.

— 1957. *Population structure and homing responses in the pacific tree-frog.* Copeia 1957: 221-228.

JASINSKI A. u. A. GORBMAN. 1967. *Hypothalamic neurosecretion in the spadefoot toad, Scaphiopus hammondi, under different environmental conditions.* Copeia 1967: 271-279.

JOLY, J. 1959. *Données sur l'écologie de la salamandre tachetée : Salamandra salamandra taeniata Dürigen (1897).* Bull. Soc. Zool. France 84: 208-215.

JUNGFER, W. 1943. *Beiträge zur Biologie der Erdkröte (Bufo bufo L.) mit besonderer Berücksichtigung der Wanderung zu den Laichgewässern.* Z. Morph. Oekol. Tiere. 40: 117-157.

— 1951. *Wie findet die Erdkröte ihr Laichgewässer* ? Kosmos 1951.

KATZ, R. 1948. *Nur Tiere.* Rentsch, Erlenbach. 276 p.

KIRTISINGHE, P. 1957. *The Amphibia of Ceylon.* Colombo, 112 p.

KLEINSTEUBER, H. 1964. *Untersuchungen zur Laichwanderung der einheimischen Erdkröte Bufo bufo L.* Diss. Göttingen 54 p.

KRAMER, G. 1952. *Die Sonnenorientierung der Vögel.* Verh. D. Zool. Ges. Freiburg 1952: 72-84.

KREH, W. 1938. *Hat der Laubfrosch ein Ortsgedächtnis?* Heimat 51: 28.

LANDRETH, H. F. u. D. E. FERGUSON. 1966 a. *Behavioral adaptations in the chorus frog, Pseudacris triseriata.* J. Mississippi Acad. Sci. 12: 197-202.

— 1966 b. *Evidence of sun-compass orientation in the chorus frog, Pseudacris triseriata.* Herpetologica 22: 106-112.

— 1967 a. *Newt orientation by sun-compass.* Nature 215: 516-518.

LANDRETH, H. F. u. D. E. FERGUSON. 1967 b. *Movements and orientation of the tailed frog, Ascaphus truei.* Herpetologica 23: 81-93.

— 1967 c. *Newts : sun-compass orientation.* Science 158: 1459-1461.

— 1968. *The sun compass of Fowler's toad, Bufo woodhousei fowleri.* Behaviour 30: 27-43.

LINDAUER, M. 1963. *Orientierung im Raum.* Fortschr. Zool. 16: 58-140.

LINDENLAUB, E. 1955. *Ueber das Heimfindevermögen von Säugetieren II. Versuche an Mäusen.* Z. Tierpsychol. 12: 452-458.

— 1960. *Neue Befunde über die Anfangsorientierung von Mäusen.* Z. Tierpsychol. 17: 555-578.

LÜTERS, W. u. G. BIRUKOW. 1963. *Sonnenkompassorientierung der Brandmaus (Apodemus agrarius Pall.).* Naturwiss. 50: 737-738.

LUTZ, A. 1934. *Zur Kenntnis der brasilianischen Kröten vom Genus Bufo.* Mem. Inst. Osw. Cruz. 28: 135-159.

MARTOF, B. S. 1962 a. *Some observations on the role of olfaction among salientian Amphibia.* Physiol. Zool. 35: 270-272.

— 1962b. *Some observations on the feeding of Fowler's toad.* Copeia 1962: 439.

MATTHES, E. 1924a. *Die Rolle des Gesichts-, Geruchs- und Erschütterungssinnes für den Nahrungserwerb bei Triton.* Biol. Zbl. 44: 72-87.

— 1924 b. *Das Geruchsvermögen von Triton beim Aufenthalt unter Wasser.* Z. vgl. Physiol. 1: 57-83.

— 1924c. *Das Geruchsvermögen von Triton beim Aufenthalt an Land.* Z. vgl. Physiol. 1: 590-606.

— 1926. *Die physiologische Doppelnatur des Geruchsorganes bei Urodelen im Hinblick auf seine morphologische Zusammensetzung aus Haupthöhle und „Jakobsonschem Organe".* Z. vgl. Physiol. 4: 81-102.

— 1927. *Der Einfluss des Mediumwechsels auf das Geruchsvermögen bei Triton.* Z. vgl. Physiol. 5: 83-166.

MATTHEWS G. V. T. 1955. *Bird navigation.* Cambridge Univ. Press, London.

MAYHEW, W. W. 1962. *Scaphiopus couchi in California's Colorado desert.* Herpetologica 18: 153-161.

MCMILLAN, N. F. 1963. *Toads continuing to migrate for spawning to a now vanished pond.* Brit. J. Herpet. 3: 88.

METTER, D. E. 1967. *Variation in the ribbed frog Ascaphus truei Stejneger.* Copeia 1967: 632-649.

MOORE, H. J. 1954. *Some observations on the migration of the toad (Bufo bufo bufo).* Brit. J. Herpet. 1: 194-224.

— unpubl. Ms. *Autumn movements of the toad (Bufo bufo bufo).*

OLDHAM, R. S. 1963. *Homing behaviour in Rana temporaria Linn.* Brit. J. Herpet. 3: 116-127.

— 1966. *Spring movements in the American toad, Bufo americanus.* Canad. J. Zool. 44: 63-100.

— 1967. *Orienting mechanisms of the green frog, Rana clamitans.* Ecol. 48: 477-491.

PACKER, W. C. 1960. *Bioclimatic influences on the breeding migration of Taricha rivularis.* Ecol. 41: 509-517.

PAPI, F. u. L. PARDI. 1963. *On the lunar orientation of sandhoppers (Amphipoda, Talitridæ).* Biol. Bull. 124: 97-105.

PARDI, L. u. A. ERCOLINI. 1966. *Ricerche sull'orientamento astronomico di Anfipodi litorali della zona equatoriale III.* Mon. Zool. Ital. 74: 80-101.

PENNYCUICK, C. J. 1960. *The physical basis of astronavigation in birds: theoretical considerations.* J. exp. Biol. 37: 573-593.

PRECHT, H. u. E. LINDENLAUB. 1954. *Ueber das Heimfindevermögen von Säugetieren I. Versuche mit Katzen.* Z. Tierpsychol. 11: 485-494.

PYBURN, W. F. 1958. *Size and movements of a local population of cricket frogs. (Acris crepitans).* Tex. J. Sci. 10: 325-342.

— 1967. *Breeding and larval development of the hylid frog Phrynohyas spilomma in southern Veracruz, Mexico.* Herpetologica 23: 184-194.

RISSER, J. 1914. *Olfactory reactions in amphibians.* J. Exp. Zool. 16: 617-652.

ROSTAND, J. 1947. *La vie des crapauds.* Stock, Paris, 220 p.

SAVAGE, R. M. 1932. *The spawning, voice, and sexual behaviour of Bombina variegata variegata.* Proc. Zool. Soc. London. 1932: 889-898.

— 1934. *The breeding behaviour of the common frog, Rana temporaria temporaria Linn., and of the common toad, Bufo bufo bufo Linn.* Proc. Zool. Soc. London, 1934: 55-70.

— 1935. *The influence of external factors on the spawning date and migration of the common frog, Rana temporaria temporaria Linn.* Proc. Zool. Soc. London, 1935: 49-98.

— 1961. *The ecology and life history of the common frog (Rana temporaria temporaria).* Pitman, London, 221 p.

SCHMIDT-KOENIG, K. 1961a. *Die Sonne als Kompass im Heim-Orientierungssystem der Brieftauben.* Z. Tierpsychol. 18: 221-244.

— 1961 b. *Sun navigation in birds?* Nature 190: 1025-1026.

— 1964. *Über die Orientierung der Vögel; Experimente und Probleme.* Naturwiss. 51: 423-431.

SCHNEIDER, D. 1954. *Beitrag zu einer Analyse des Beute- und Fluchtverhaltens einheimischer Anuren.* Biol. Zbl. 73: 225-282.

SCHNEIDER, F. 1960. *Der experimentelle Nachweis einer magnetischen und elektrischen Orientierung des Maikäfers.* Verh. Schweiz Natforsch. Ges. Aargau 1960: 132-134.

— 1961. *Beeinflussung der Aktivität des Maikäfers durch Veränderung der gegenseitigen Lage magnetischer und elektrischer Felder.* Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 33: 223-237.

— 1962. *Die Feinorientierung des Maikäfers nach physikalischen Feldern als Indiz für Leistungsfähigkeit und Bau entsprechender Sinnesorgane.* Verh. Schweiz. Natforsch. Ges. Scuol 1962: 116-118.

— 1963 a. *Systematische Variationen in der elektrischen, magnetischen und geographisch-ultraoptischen Orientierung des Maikäfers.* Vierteljahrsschr. Natforsch. Ges. Zürich 108: 373-416.

— 1963 b. *Ultraoptische Orientierung des Maikäfers (Melolontha vulgaris F.) in künstlichen elektrischen und magnetischen Feldern.* Ergebn. Biol. 26: 147-157.

— 1964. *Die Beinflussung der ultraoptischen Orientierung des Maikäfers durch Veränderung des lokalen Massenverteilungsmusters.* Rev. suisse Zool. 71: 632-648.

SCHNEIDER, H. 1966. *Die Paarungsrufe einheimischer Froschlurche (Discoglossidae, Pelobatidae, Bufonidae, Hylidae).* Z. Morph. Oeklol. Tiere. 57: 119-136.

SCHUIERER, F. W. 1962. *Remarks upon the natural history of Bufo exul Myers, the endemic toad of Deep Springs Valley, Inyo County, California.* Herpetologica 17: 260-266.

SHOOP, C. R. 1960. *The breeding habits of the mole salamander, Ambystoma talpoideum (Holbrook), in southeastern Louisiana.* Tulane Stud. Zool. 8: 65-82.

— 1965. *Orientation of Ambystoma maculatum: movements to and from breeding ponds.* Science 149: 558-559.

SIDOROWICZ, J. 1959. *Observations on the directions of air currents over the ground of the wood.* Ekol. polska B 5: 345-350.

TEST, F. H. 1963. *A protective behavior pattern in a venezuelan frog of mountain streams.* Carib. J. Sci. 3: 125-128.

TESTER, J. R. u. W. J. BRECKENRIDGE. 1964. *Population dynamics of the manitoba toad, Bufo hemiophrys in northwestern Minnesota.* Ecol. 45: 592-601.

TWITTY, V. C. 1955. *Field experiments on the biology and genetic relationships of the california species of Triturus.* J. Exp. Zool. 129: 129-147.

— 1959. *Migration and speciation in newts.* Science 130: 1735-1743.

— 1961. *Experiments on homing behavior and speciation in Taricha.* Vertebrate Speciation. Univ. Tex. Symp. 1961: 415-459.

— 1963. *There's no place like home.* Stanford today, 6 p.

— 1966. *Of scientists and salamanders.* Freeman, San Francisco, 178 p.

TWITTY, V. C., D. GRANT u. O. ANDERSON. 1964. *Long distance homing in the newt Taricha rivularis.* Proc. Nat. Acad. Sci. 51: 51-58.

— 1966. *Course and timing of the homing migration in the newt Taricha rivularis.* Proc. Nat. Acad. Sci. 56: 864-871.

— 1967 a. *Home range in relation to homing in the newt Taricha rivularis (Amphibia: Caudata).* Copeia 1967: 649-653.

— 1967 b. *Am hibian orientation: an unexpected observation.* Science 155: 352-353.

— 1967 c. *Initial homeward orientation after long-distance displacements in the newt Taricha rivularis.* Proc. Nat. Acad. Sci. 57: 342-348.

Tome 76, nº 20 — Juin 1969

Die Reifung des hypothalamo-neurohypophysären Systems bei Nesthockern und Nestflüchtern

von

Willy RUCH
aus Basel

Mit 2 Figuren und 6 Abbildungen

INHALTSVERZEICHNIS

1. Einleitung 520

2. Material und Methodik 522

2.1. Tiere 522
2.2. Datieren der Embryonen 523
2.3. Extraktion des antidiuretischen Hormons 523
2.4. Biologische Bestimmungsmethode für antidiuretische Aktivität 524
2.5. Inaktivierung 525
2.6. Nicht antidiuretische Effekte von Hypothalamusextrakten 526
2.7. Histologie 530

3. Resultate 530

3.1. Antidiuretische Aktivität der Hypophysen im Verlauf der Ontogenese . 530
3.2. Antidiuretische Aktivität der Hypothalami im Verlauf der Ontogenese . 534
3.3. Histologischer Nachweis des ersten Auftretens von Neurosekret im Hypophysenhinterlappen 536
3.4. Das postembryonale Hirnwachstum von Acomys cahirinus dimidiatus . 538

4. Diskussion 539

4.1. Kritik der Methoden 539
4.2. Vergleich unserer Resultate mit Daten aus der Literatur 544
4.3. Vergleich der ADH-Entwicklung mit anderen Reifungskriterien des sich entwickelnden neurosekretorischen Systems 546

4.4. Die Reifung des neurosekretorischen Systems der vier untersuchten Nager im Vergleich zu ihren Ontogenesetypen 546
4.5. Die Entwicklung des neurosekretorischen Systems im Vergleich zur Reifung anderer Hirnteile 547
4.6. Die Reifung des neurosekretorischen Systems anderer Vertebraten; Literaturvergleich 548
4.7. Zur Lage des Syntheseortes in den neurosekretorischen Zellen 552
Zusammenfassung 554
Résumé. Summary 555
Literaturverzeichnis 556

1. EINLEITUNG

Die Unterschiede im Reifezustand neugeborener Säugetiere sind beträchtlich Dies wird besonders deutlich, wenn Funktionen und Entwicklungszustand des Zentralnervensystems verglichen werden. So sind, von wenigen Ausnahmen abgesehen, bei neugeborenen Insectivoren, Nagern *(Sciuromorpha, Myomorpha)* und Carnivoren die Thermo- und Osmoregulation sowie die Bewegungskoordination noch nicht ausgereift. Sie werden deshalb auch als Nesthocker bezeichnet. Bei den Caviamorphen, Hystricomorphen, Robben Walen, Huftieren, Halbaffen und Affen, die als Nestflüchter geboren werden, funktionieren diese Mechanismen bei Geburt.

Schon 1933 stellte Benazzi fest, dass der Reifezustand neonater Säugetiere ein Merkmal grösserer oder kleinerer Tiergruppen sei, dem also eine systematische Wertigkeit zukomme. Zugleich wies er die auch noch heute oft vertretene Meinung (z.B. Robinson und Tizard 1966), wonach der Reifezustand mit bestimmten Lebensbedingungen und Milieueinflüssen in Beziehung zu bringen sei, zurück.

Portmann (1938, 1939, 1942, 1951, 1962) erkannte bei Säugern und Vögeln die Korrelation zwischen Ontogenesetyp und phylogenetischer Stellung. Rangniedrige Säuger können sowohl Nesthocker als auch Nestflüchter sein (Säuger von archaischem Gepräge sind durchwegs Nesthocker), evolutiv hohe sind immer, mit Ausnahme der Bären und des Menschen, Nestflüchter. Umgekehrt sind die Verhältnisse bei den Vögeln: Der Typus des Nestflüchters ist als primär oder primitiv, der des Nesthockers als sekundär oder abgeleitet zu werten. Für diese Stufung der Ontogenesetypen spricht neben vergleichend morphologischen und paläontologischen Fakten vor allem der Grad der Cerebralisation, d.h. die Ausbildung höchster Integrationsorte des Gehirns, besonders des Telencephalons.

Eng verknüpft mit der Evolution der Säuger von Nesthockern zu Nestflüchtern ist unter anderem die Länge der Tragzeit. Vergleichende Untersuchungen von Müller (1968a, 1968b) lassen vermuten, dass die Tragzeiten der Säugerahnen etwa 13—17 Tage dauerten. So erreichen Igel mit einer Tragzeit von

34 Tagen und Goldhamster mit einer Tragzeit von 16 Tagen, um zwei Vetreter archaischer Nesthocker zu nennen, nach 17, bzw. 13 Embryonaltagen ein Entwicklungsstadium, das als wahrscheinlich frühstmöglicher Geburtszustand von Eutherienvorfahren angesprochen werden darf. Es ist zu vermuten, dass diese Vorfahren dem Nesthockertyp angehörten.

Rezente archaische Nesthocker haben Tragzeiten von etwa 28—45 Tagen. Nestflüchter haben meist längere Tragzeiten. Unter ihnen sind aber auch Formen mit kurzen Tragzeiten, in der Grössenordnung der der Nesthocker, wie Lepus mit ungefähr 40, Acomys mit 38 oder gar Sigmodon mit 27 Tagen bekannt. Die Länge der Tragzeit, wie übrigens auch die Jungenzahl pro Wurf oder der Placentatyp, spricht also nicht immer eindeutig für einen der beiden Ontogenesetypen (WIRZ 1954, PORTMANN 1962, MANGOLD-WIRZ 1966). Dagegen hat sich gezeigt, dass die postembryonale Massenzunahme des Zentralnervensystems ein sicheres Mass ist, um die beiden Ontogenesetypen voneinander abzugrenzen (WIRZ 1954). Wir werden im Verlauf unserer Untersuchung dieses Kriterium benutzen, um die Stachelmaus einer der beiden Tiergruppen zuzuordnen.

Wie bereits erwähnt, ist das osmoregulatorische System bei den neonaten Nestflüchtern und Nesthockern sehr unterschiedlich ausgereift. Verantwortlich sind hauptsächlich einerseits die Niere und andererseits das neurosekretorische System des Zwischenhirns.

E. und B. SCHARRER (Übersichten 1937, 1940, 1954, 1963) formulierten nach eingehenden Untersuchungen der Sekretionsphänomene im Hypothalamus der Wirbeltiere und in den Cerebralganglien der Wirbellosen das Konzept der Neurosekretion, das heute fast ausnahmslos anerkannt wird.

ACHER et AL. (1956a) gelang es, aus diesem System ein inertes Protein mit dem Molekulargewicht von ca. 30 000 zu isolieren, das in enger Beziehung zu den beiden von DU VIGNEAUD et AL. (1953, 1954) isolierten und synthetisierten Octapeptiden (Antidiuretisches Hormon und Ocytocin) steht. Dieses Protein, meist Trägereiweiss oder Neurophysin genannt, ist für den Ausfall der histologischen Nachweisreaktionen verantwortlich (ACHER 1958).

Bis heute sind schon zahlreiche, vorwiegend histologische Arbeiten über die Ontogenese des neurosekretorischen Systems erschienen, doch nur wenige befassen sich mit vergleichenden Untersuchungen.

Es schien uns daher wichtig, die embryonale und postembryonale Reifung des hypothalamo-neurohypophysären Systems bei je zwei den Nagern angehörenden Nesthockern und Nestflüchtern zu verfolgen und zu vergleichen. Besonders interessierte uns der Zusammenhang von Tragzeitlänge, bzw. Ontogenesetypus und Entwicklung des neurosekretorischen Systems.

Wir bestimmten den Gehalt an antidiuretischem Hormon in Hypophyse und Hypothalamus von Embryonen und Postembryonen. Auf eine Bestimmung der ocytocischen Aktivität wurde wegen der geringen Empfindlichkeit der biolo-

gischen Bestimmungsmethode für Ocytocin verzichtet. Daneben wiesen wir färberisch das erste Auftreten von Neurosekret in der Hypophyse nach.

Herrn Prof. Dr. E. Flückiger möchte ich für die Problemstellung und sein grosses Interesse an meiner Untersuchung danken.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn PD Dr. med. A. Cerletti, Direktor der medizinisch-biologischen Forschung der Sandoz AG, Basel, für das mir und meinen Tieren gebotene Gastrecht und für die Förderung meiner Arbeit, die sich aus dem regen Kontakt mit seinen Mitarbeitern ergab, zu danken.

2. MATERIAL UND METHODIK

2.1. Tiere

Als Vertreter der Nesthocker wurden die weisse Laborratte *(Rattus norvegicus)* mit einer Tragzeit von 21—22 Tagen und *Meriones shawi* mit einer solchen von 20 Tagen Salzmann (1963), als Vertreter der Nestflüchter das Meerschweinchen *(Cavia cobaya)* und eine Stachelmaus *(Acomys cahirinus dimidiatus)* mit Tragzeiten von 68, bzw. 38 Tagen untersucht.

Systematische Stellung

Meriones shawi shawi, eine Wüstenratte Nordafrikas, lässt sich nach Simpson (1945) und Chaworth-Musters und Ellermann (1947) wie folgt in das Tierreich einordnen: Ordnung: *Rodentia*, Unterordnung: *Myomorpha*, Superfamilie: *Muroidea*, Familie: *Cricetidae*, Subfamilie: *Gerbillinae*.

Acomys gehört wie *Rattus norvegicus* zur Subfamilie der *Murinae*. Sie wird erstmals von Dieterlen (1961, 1963) auf Grund ihrer Geburtsreife und der embryonalen Entwicklungsgeschwindigkeit, bestimmt an Hand des Wachstums äusserer Merkmale, als Nestflüchter beschrieben. Die Stachelmäuse bilden zusammen mit der Baumwollratte *(Sigmodon)* und möglicherweise der Nachtmaus *(Nyctomys)* als Nestflüchter Ausnahmen innerhalb der Myomorpha. Das Verbreitungsgebiet der Stachelmaus ist das Mediterranum, Südwestasien und weite Teile Afrikas.

Tierhaltung

Besonders bei *Acomys* erwies sich die Einführung eines künstlichen 14-Stundentages für die Fortpflanzungsrate als günstig. Gleichzeitig musste aber den Tieren ein Holzhäuschen geboten werden, wo sie mit den frisch geworfenen Jungen Unterschlupf suchten. Ohne ein solches Versteck wurden die Jungen von den Eltern oft aufgefressen.

Wüstenratten wie Stachelmäuse wurden mit einem Gemisch aus Sonnenblumenkernen, Haferflocken, Weizenkörnern und Maisschrot sowie mit „Alex-Hundekuchen" (Firma W. Bracher, Papiermühle, Bern) gefüttert. Während *Meriones* kein Trinkwasser annimmt, stand *Acomys* solches ad libitum zur Verfügung. Dafür wurde *Meriones* zwei bis drei Mal wöchentlich Rüben verfüttert.

Die Laborratte wurde mit Futterpresslingen (Nr. 194 der Firma Nafag, Gossau, St. Gallen) gefüttert; Wasser wurde ad libitum geboten.

Das Futter von *Cavia* bestand aus Heu, Presslingen (Nr. 181 der Firma Nafag) und Rüben; Wasser wurde keines angeboten.

2.2. Datieren der Embryonen

Das Alter der untersuchten Embryonen wurde durch die Bestimmung des Kopulationszeitpunktes festgelegt. Als erster Embryonaltag gilt der Tag, an dessen Morgen sich im Vaginalabstrich der Weibchen Spermien fanden. Die Stachelmausweibchen kommen regelmässig in einen Post-partum-Oestrus und werden dann meistens gedeckt. Das Säugen der Jungen hat, im Gegensatz zu manchen anderen Nagern, keinen Einfluss auf die Graviditätsdauer, bzw. auf den Implantationszeitpunkt (Ruch 1967).

2.3. Extraktion des antidiuretischen Hormons

Präparation

Mit Ausnahme der adulten Meerschweinchen, deren Tötung durch Genickschlag erfolgte, wurden alle Tiere unter Vermeidung jeglicher Aufregung dekapitiert. Nach Entfernung des Schädeldachs wurde das Gehirn von der Medulla her gegen rostral von der Schädelbasis abgehoben. Die Hypophyse liess sich nun durch einen Schnitt von der Eminentia mediana abtrennen. Der die neurosekretorischen Kerne enthaltende Teil des Diencephalons wurde herausgeschnitten. Dieser Hirnblock ist durch folgende Ebenen begrenzt. Rostral: Lamina terminalis, caudal: Corpus mamillare, lateral: mediale Grenzen der Temporallappen, dorsal, d.h. Tiefe: basaler Teil der Massa intermedia. Die ganzen Hypophysen und die Hypothalamusblöcke wurden in mit Kohlensäureschnee vorgekülten Wägegläschen, versehen mit Schliffstopfen, eingefroren und bei —20° C aufbewahrt. Ein Aktivitätsverlust innerhalb unserer Messgenauigkeit war auch nach monatelanger Lagerung nicht festzustellen.

Extraktion

Das antidiuretische Hormon von Hypophysen und Hypothalami wurde durch Homogenisieren mit 0,25% Essigsäure in einem Glashomogenisator extrahiert

(HELLER und LEDERIS 1959). Von jüngeren Stadien wurden mehrere Hypophysen und Hypothalami zur Extraktion vereinigt. Der Homogenisator samt Inhalt wurde nach dem Homogenisieren für 90 Sekunden in kochendes Wasser getaucht und anschliessend zentrifugiert. Nach Dekantierung des Überstandes in ein Reagensglas wurde der Rückstand noch viermal in derselben Weise extrahiert. Eine Prüfung auf Vollständigkeit der Extraktion erfolgte mit Hilfe eines Hypothalamus eines adulten Meerschweinchens. In der ersten Stufe fanden sich 91%, in der zweiten 6,8%, in der dritten 1,2%, in der vierten 1,0% und in der fünften 0% der totalen antidiuretischen Aktivität. Die Extraktion war also quantitativ. Die Extraktionslösungen von sehr jungen Stadien wurden unverdünnt, die von älteren Tieren mit 0,9% NaCl verdünnt, dem Versuchstier i.v. injiziert.

2.4. BIOLOGISCHE BESTIMMUNGSMETHODE FÜR ANTIDIURETISCHE AKTIVITÄT

Die antidiuretische Aktivität der Extrakte wurde an der wasserbelasteten Ratte unter Alkoholnarkose bestimmt (JEFFERS et AL. 1942). Die von uns angewandte Methode ist von BERDE und CERLETTI (1961) ausführlich beschrieben. Im Verlauf unserer Untersuchung wurde jedoch die Alkoholnarkose durch eine solche mit Inactin (Chemische Fabrik Promonta, Hamburg) und die Mageninfusionslösung (5% Glucose in 2% Alkohol) durch eine Lösung von 1,5% Alko-

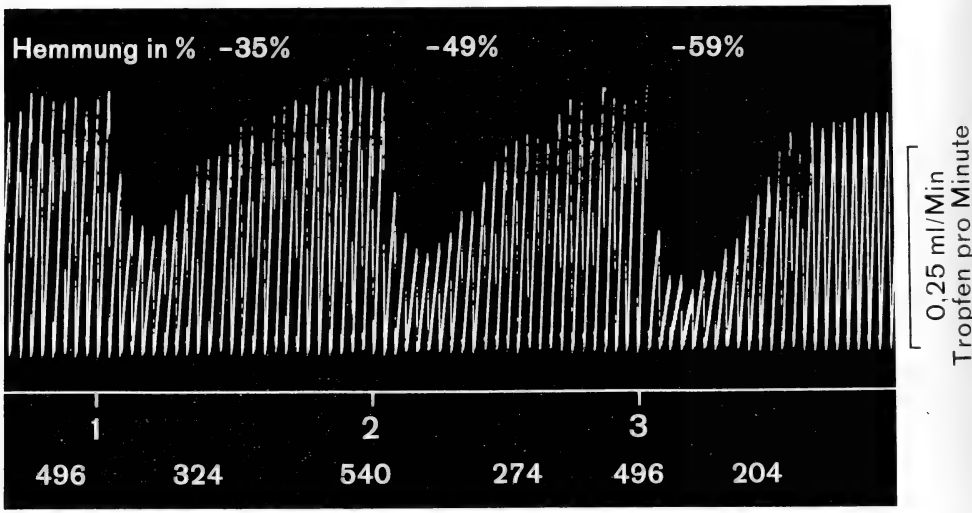


ABB. 1.

Bestimmung der antidiuretischen Aktivität eines Extraktes.
1: 50 μE 3. Int. Standard
2: 0,1 ml verdünnte Extraktionslösung (2 Hypothalami von neonaten *Cavia*)
3: 100 μE 3. Int. Standard
Die Diurese ist in Tropfen pro Minute als vertikale Linie aufgezeichnet. Die Tropfenzahl während je 10 Minuten vor und nach der Injektion ist vor und nach dem Injektionssignal angegeben. Die Diuresehemmung ist in Prozent der 10-minütigen Präinjektionsdiurese ausgedrückt.

hol in 0,05% NaCl ersetzt, gemäss den Angaben von SAWYER (1961). Diese Modifikationen bewirkten in unseren Händen eine verstärkte und regelmässigere Diurese und geringere Ausfälle.

Der 3. Internationale Standard für ocytocische, vasopressorische und antidiuretische Substanzen (BANGHAM und MUSSET 1958) diente als Referenz. Der antidiuretische Effekt eines Extraktes wurde mit zwei Standarddosen eingerahmt, um die aequipotente Dosis der Vergleichssubstanz durch Interpolation zu bestimmen (Abb. 1). Der zu bestimmende Effekt wurde noch zwei Mal auf die gleiche Weise ermittelt und das Mittel der drei Werte als Resultat genommen. In dieser Versuchsanordnung spricht die Ratte noch auf 5 μE oder 10^{-5} μg Arginin-Vasopressin an. Normalerweise wurden aber Dosen in der Grössenordnung von 30—100 μE injiziert. Das Injektionsvolumen betrug immer 0,3 ml, einschliesslich 0,2 ml 0,9% NaCl Spülflüssigkeit.

2.5. INAKTIVIERUNG

Vasopressin und Ocytocin sind zyklische Octapeptide. Der Ring wird bei beiden Hormonen durch eine Disulfidbrücke zwischen den beiden Cysteinresten geschlossen. Die äussere Gestalt der Peptidmoleküle spielt eine massgebende

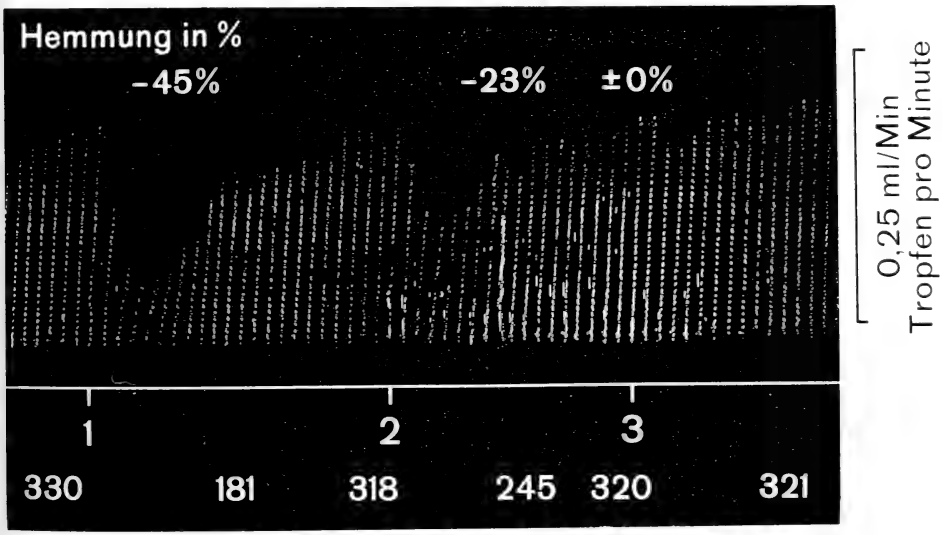


ABB. 2.

Inaktivierung eines Extraktes mit Thioglykolsäure.
1: 0,1 ml verdünnte Extraktionslösung (8 Hypophysen von 31½ Tage alten *Acomys*-Embryonen)
2: 25 μE 3. Int. Standard
3: 0,1 ml inaktivierte verdünnte Extraktionslösung
Die Diurese ist in Tropfen pro Minute als vertikale Linien aufgezeichnet. Die Tropfenzahl während je 10 Minuten vor und nach der Injektion ist vor und nach dem Injektionssignal angegeben. Die Diuresehemmung ist in Prozent der 10-minütigen Präinjektionsdiurese ausgedrückt.

Rolle im Rekationsmechanismus der Hormone (BOISSONAS 1965). So hat die Aufspaltung des Ringes an der Schwelfelbrücke durch Reduktion einen totalen Aktivitätsverlust zur Folge. Diese Beobachtung wurde dazu benutzt, antidiuretische Aktivität als durch ADH verursacht zu beweisen. Um also wahrscheinlich zu machen, dass die bestimmte antidiuretische Aktivität der Extrakte eine Wirkung des ADH selber war, wurde das Hormon folgendermassen reduziert: 5 ml Extraktionslösung wurden mit 0,1 ml ln Thioglycolsäure versetzt; mit NaOH wurde das pH auf 8,5 gebracht und so viel 1% $FeCl_3$ (meist 0,006 ml) hinzugegeben bis die Lösung eine violette Färbung annahm. $FeCl_3$ hatte dabei die Funktion eines Redoxkatalysators. Nach ca. 30 Minuten wurde das pH mit verdünnter Essigsäure auf 4,5 gesenkt um den Reaktionsablauf zu bremsen. Unmittelbar danach wurden 0,1 ml der Lösung i.v. injiziert (Abb. 2). Zu langes Stehenlassen an der Luft hat eine Aktivitätszunahme zur Folge (Oxydation und somit Ringschluss des Vasopressins).

2.6. NICHT ANTIDIURETISCHE EFFEKTE VON HYPOTHALAMUSEXTRAKTEN

Neben dem uns interessierenden antidiuretischen Hormon kommen im Zwischenhirn eine Reihe von vasoaktiven Stoffen wie Serotonin, Acetylcholin,

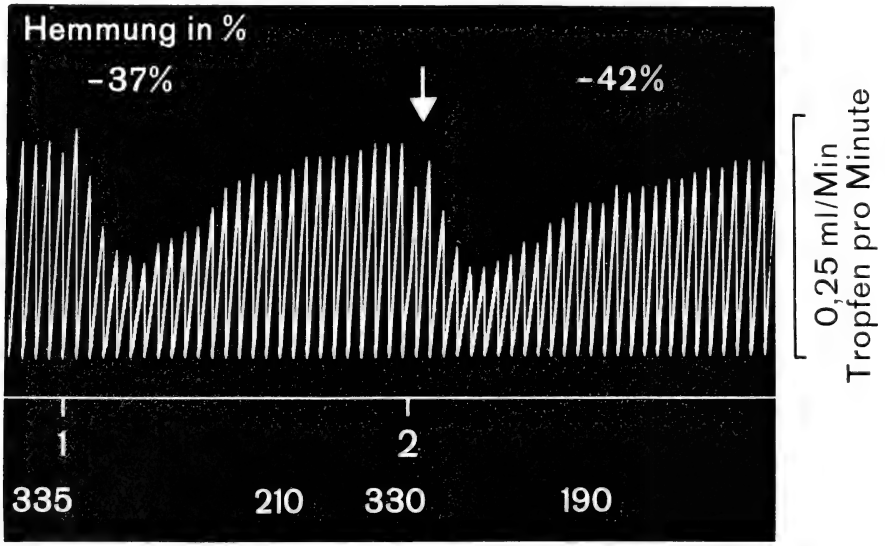


ABB. 3.

Antidiuretischer Effekt und unspezifische Wirkungen eines Hypothalamusextraktes.
1: 80 μE 3. Int. Standard
2: 0,1 ml unverdünnte Extraktionslösung (10 Hypothalami 28½ Tage alter *Acomys*-Embryonen)
↓: Unspezifische Wirkung des Extraktes
Die Diurese ist in Tropfen pro Minute als vertikale Linien aufgezeichnet. Die Tropfenzahl während je 10 Minuten vor und nach der Injektion ist vor und nach dem Injektionssignal angegeben. Die Diuresehemmung ist in Prozent der 10-minütigen Präinjektionsdiurese ausgedrückt.

Catecholamine, Substanz P und Kinine vor, die, sofern die ADH-Bestimmungen mit nicht aufgetrennten Hypothalamusextrakten durchgeführt werden, vor allem bei der pressorischen, aber auch bei der antidiuretischen Bestimmungsmethode mit der Wirkung des antidiuretischen Hormons interferieren können (VOGT 1953, VON SCHLICHTEGROLL 1954, ELIASSON et AL. 1956, LEDERIS 1961, STÜRMER und BERDE 1963).

Die Anwesenheit von Ocytocin in unseren Rohextrakten hat bei der Bestimmung der antidiuretischen Aktivität keine Verfälschung der Resultate zur Folge, da es wie Untersuchungen von HELLER und LEDERIS (1959) gezeigt haben, etwa in gleicher Konzentration wie das Vasopressin im Gesamthypothalamus (nicht aber in den einzelnen Kernen LEDERIS 1961, BIE und THORN 1967) vorkommt. Ocytocin hat erst in sehr hohen Dosen, die in unserer Versuchsanordnung nicht gebraucht werden, einen Einfluss auf Diurese und Blutdruck (BERDE 1963).

Die Diuresehemmung verläuft nach i.v. Injektion von unseren ungereinigten Hypothalamusextrakten von vor allem jüngeren Embryonen biphasisch. Unmittelbar nach der Injektion tritt eine sehr kurzfristige Oligurie ein, die oft von einer ebenfalls sehr kurzfristigen Polyurie gefolgt ist. Diese unspezifischen Reaktionen werden von einer ADH-bedingten Antidiurese überlagert (Abb. 3).

Reduktion mit Thioglycolsäure inaktiviert das antidiuretische Hormon während Oligurie und Polyurie dadurch nicht beeinflusst werden (Abb. 4). Diese nicht antidiuretischen Effekte beruhen sehr wahrscheinlich auf dem sofort nach der Injektion eintretenden sehr kurzfristigen Blutdruckabfall (Abb. 5, Seite 529).

Von den erwähnten vasoaktiven Inhaltsstoffen des Zwischenhirns konnten Serotonin, Acetylcholin, Adrenalin, Noradrenalin, Isuprel und Bradykinin als für den Blutdruckabfall verantwortliche Substanzen ausgeschlossen werden, da sie entweder, im Gegensatz zum depressorischen Prinzip des Extraktes, in ihren Effekten hemmbar waren, oder weil sie einen anderen Einfluss auf die Diurese und den Blutdruck hatten.

Histamin und Substanz P, zwei weitere Inhaltsstoffe des Diencephalons zeigen ähnliche Effekte auf den Blutdruck und die Diurese wie das depressorische Prinzip der Extrakte. Histamin war eigenartigerweise in unserer Versuchsanordnung durch keinerlei Antihistaminika hemmbar; für Substanz P ist bis heute kein Antagonist bekannt. Diese beiden Substanzen sind daher möglicherweise für die Störeffekte verantwortlich.

Zu gleichen Schlüssen kommen LARSEN (1936) und VAN DYKE et AL. (1955), die als depressorische Substanz in Hypophysen- und Hypothalamusextrakten Histamin bzw. Substanz P vermuten.

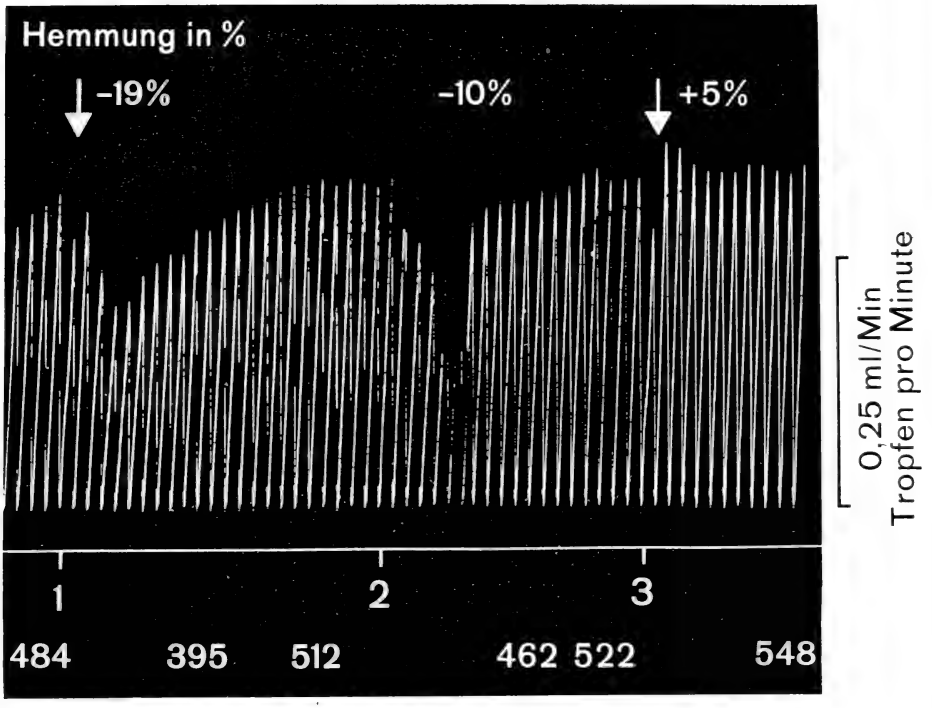


Abb. 4.

Inaktivierung eines Hypothalamusextraktes mit unspezifischen Effekten auf die Diurese.
1: 0,1 ml verdünnte Extraktionslösung (2 Hypothalami von 16-tägigen Postembryonen von *Meriones*)
2: 25 μE 3. Int. Standard
3: 0,1 ml inaktivierte verdünnte Extraktionslösung
↓: Unspezifische Wirkung des Extraktes
Die Diurese ist in Tropfen pro Minute als vertikale Linien aufgezeichnet. Die Tropfenzahl während je 10 Minuten vor und nach der Injektion ist vor und nach dem Injektionssignal angegeben. Die Diuresehemmung ist in Prozent der 10-minütigen Präinjektionsdiurese ausgedrückt.

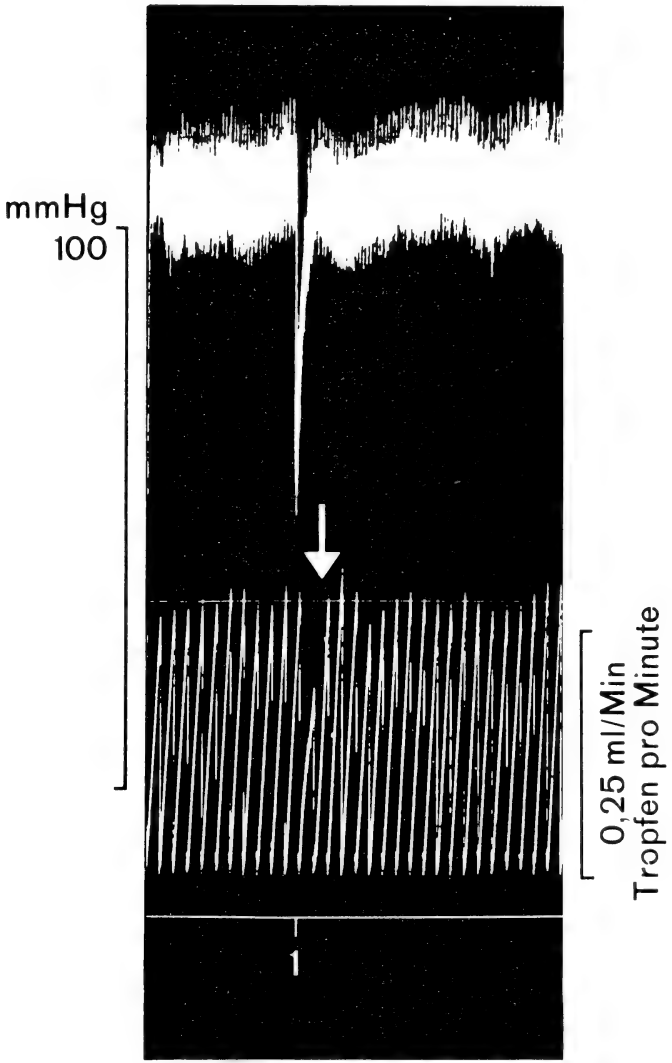


ABB. 5.

Blutdruckabfall nach Injektion von ungereinigtem Hypothalamusextrakt.
1: 0,1 ml unverdünnter Extrakt (8 Hypothalami 33½ Tage alter *Cavia*-Embryonen)
Obere Aufzeichnung: Blutdruck
Untere Aufzeichnung: Diurese als Tropfen pro Minute
↓: Unspezifische Wirkung des Extraktes

2.7. Histologie

Die Gehirne wurden 24 h in Bouin'scher Lösung fixiert und über eine aufsteigende Alkoholreihe, Methylbenzoat und Benzol in Paraffin eingebettet. Die Hypophyse liessen sich in flüssigem Paraffin gut von der Schädelbasis wegpräparieren.

Die Hypophysen, bei jüngeren Stadien die ganzen Schädel, wurden 5—6 μ dick sagittal geschnitten. Untersucht wurden folgende Altersstadien:

Meerschweinchen: 39.—68. Embryonaltag, sowie adult.
Stachelmaus: 23. Embryonaltag—2. Postembryonaltag, sowie adult.
Ratte: 19. Embryonaltag—15. Postembryonaltag, sowie adult.
Meriones: 18. Embryonaltag—12. Postembryonaltag, sowie adult.

Die neurosekretorischen Kerne, mit Ausnahme derjenigen eines 63. Embryonaltage zählenden Meerschweinchens, wurden histologisch nicht untersucht.

Es wurden nachstehende Färbungen ausgeführt:

Paraldehydfuchsin nach Halmi (1952)
Paraldehydfuchsin nach Gabe (1953)
Chromalaun — Hämatoxylin — Phloxin nach Pearse (1960)
Chromalaun — Gallocyanin nach Bock (1966)
Nissl — Färbung nach Fernstrom (1958).

3. RESULTATE

3.1. Antidiuretische Aktivität der Hypophysen im Verlauf der Ontogenese

Tabellen 1 bis 4 zeigen die Entwicklung der ADH-Aktivität in den Hypophysen der vier untersuchten Species während der Embryonal- und Postembryonalzeit. Um den Vergleich zu erleichtern, sind in Figur 1 die Ergebnisse in mE pro 100 g Körpergewicht, ausgedrückt in Prozent der Aktivität der Adulten dargestellt.

Bei der Ratte können wir 5 Tage vor Geburt mit unserer Versuchsanordnung noch keine antidiuretische Aktivität feststellen. Zwei Tage später finden wir in der Hypophyse 75 μE. Die ADH-Aktivität nimmt dann bis zur Geburt nur langsam zu. Bezogen auf das Körpergewicht kommt es gar zu einer Plateaubildung. Nach Geburt nimmt die ADH-Aktivität sprunghaft zu. Ungefähr eine Woche post partum verlangsamt sich die Entwicklung leicht und der Hormongehalt erreicht allmählich die Werte der Adulten.

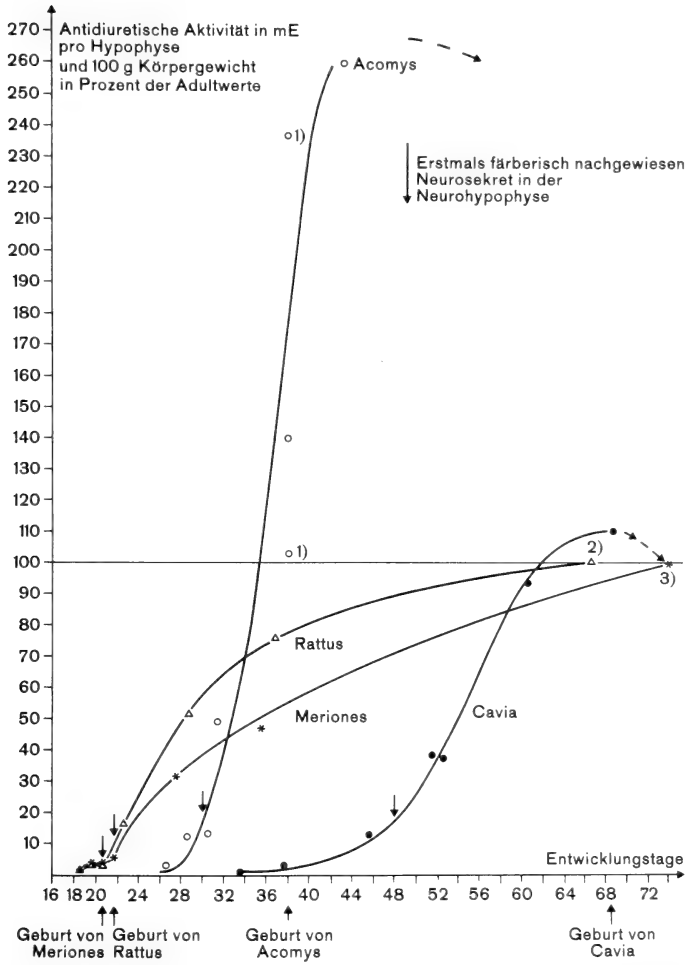


FIG. 1.

Antidiuretische Aktivität der Hypophyse im Verlauf der Ontogenesen von *Rattus*, *Meriones*, *Cavia* und *Acomys*.
1) Werte von FLÜCKIGER und OPERSCHALL (1962)
2) Wert von HELLER und LEDERIS (1959)
3) Wert von HUMMEL (1963)

Bei *Meriones*, unserem zweiten untersuchten Nesthocker, verläuft die hypophysäre Reifung sehr ähnlich wie bei der Ratte. Es ist ebenfalls kurz vor Geburt ein Verzögern der Entwicklung festzustellen. Die postnatale Reifung verläuft etwas weniger schnell als bei der Ratte.

Bei unseren Nestflüchtern finden wir, im Gegensatz zu den Nesthockern, schon lange vor Geburt Spuren von antidiuretischem Hormon. Beim Meerschweinchen bestimmen wir bereits 35 Tage vor Geburt in der Hypophyse 24 μE. Die Reifung ist ab etwa dem 48. Embryonaltag beschleunigt.

Bei der Stachelmaus fällt die ausserordentlich beschleunigte Zunahme des hypophysären ADH-Gehaltes ungefähr nach dem 29. Embryonaltag auf.

Bemerkenswert sind die hypophysären ADH-Werte der vier neonaten Nager im Vergleich zu denen der Adulten.

In den Hypophysen der neonaten Nesthocker Ratte und *Meriones* finden sich 0,15 bzw. 0,1 % der Adultaktivität. Bezogen auf das Körpergewicht betragen die relativen ADH-Werte 4,5 bzw. 3,6 %. Die beiden Nestflüchter zeigen neonat viel höhere ADH-Werte. Wir finden in den Hypophysen von *Acomys* und *Cavia* 14 bzw. 18 % der Adultaktivität. Diese Werte sind etwa 100 mal grösser als die entsprechenden der Nesthocker. Bezogen auf das Körpergewicht betragen die Werte 140 bzw. 110 %; sie sind also etwa 30 mal grösser als die der Nesthocker.

TABELLE 1

Antidiuretische Aktivität der Hypophyse im Verlauf der Ontogenese von Rattus

	Embryonaltage				Postembryonaltage			Adult
	16½	18½	19½	20½	2.	8.	16.	
	(37/1)*	(202/4)	(86/4)	(31/6)	(10/5)	(10/5)	(4/2)	(9/9)
ADH-Aktivität pro Hypophyse (in mE)	<0,006**	0,075	0,22	0,32	2,96	20,5	86,2	661
Körpergewicht (in Gramm)	0,50	1,5	2,2	3,5	6,3	13,0	39,0	224
ADH-Aktivität pro Hypophyse und 100 g Körpergewicht		4,7	10,0	8,9	47,5	150	221	291
ADH-Aktivität pro Hypophyse und 100 g Körpergewicht in Prozent des Adultwertes		1,6	3,4	3,1	16,3	51,5	75,9	100

* Anzahl Drüsen/Anzahl Versuche

** Unterhalb der Nachweisgrenze dieser Versuchsanordnung (siehe Kapitel "Biologische Bestimmung")

TABELLE 2

Antidiuretische Aktivität der Hypophyse im Verlauf der Ontogenese von Meriones

	Embryonaltage			Postembryonaltage			Adult
	18½	19½	20½	2.	8.	16.	
	(15/1)*	(40/2)	(82/5)	(13/6)	(10/4)	(4/2)	(2/2)
ADH-Aktivität pro Hypophyse (in mE)	0,09	0,38	0,45	0,67	10,2	30,8	480
Körpergewicht (in Gramm)	2,1	3,6	4,2	4,6	10,4	21,8	160
ADH-Aktivität pro Hypophyse und 100 g Körpergewicht	4,3	11,2	10,8	14,5	95	141	299
ADH-Aktivität pro Hypophyse und 100 g Körpergewicht in Prozent des Adultwertes	1,5	3,7	3,6	4,9	31,8	47,2	100

* Anzahl untersuchte Drüsen/Anzahl Versuche

TABELLE 3

Antidiuretische Aktivität der Hypophyse im Verlauf der Ontogenese von Cavia

	Embryonaltage							Adult
	33½	37½	45½	51½	52½	60½	68½	
	(8/1)*	(6/2)	(6/2)	(5/1)	(3/1)	(5/2)	(6/2)	2/2
ADH-Aktivität pro Hypophyse (in mE)	0,024	0,76	10,7	63	65	243	426	2425
Körpergewicht (in Gramm)	3,3	7,4	22,5	42,5	46	69	94	650
ADH-Aktivität pro Hypophyse und 100 g Körpergewicht	0,7	10,3	47,3	143	141	355	413	375
ADH-Aktivität pro Hypophyse und 100 g Körpergewicht in Prozent des Adultwertes	0,2	2,8	12,6	38,1	37,3	94,5	110	100

* Anzahl untersuchte Drüsen/Anzahl Versuche

TABELLE 4

Antidiuretische Aktivität der Hypophyse im Verlauf der Ontogenese von Acomys

	Embryonaltage					Poste.tage	Adult
	26½	28½	30½	31½	38	5	
	(9/1)*	(5/1)	(5/1)	(8/1)	(5/2)	(2/1)	(2/1)
ADH-Aktivität pro Hypophyse (in mE)	0,083	0,65	0,82	3,6	23	78	163
Körpergewicht (in Gramm)	0,95	1,9	2,2	2,6	6,0	10,8	58
ADH-Aktivität pro Hypophyse und 100 g Körpergewicht	8,7	34,2	36,5	138	392	728	280
ADH-Aktivität pro Hypophyse und 100 g Körpergewicht in Prozent des Adultwertes	3,1	12,2	13,0	49,3	140	260	100

* Anzahl untersuchte Drüsen/Anzahl Versuche

3.2. ANTIDIURETISCHE AKTIVITÄT DER HYPOTHALAMI IM VERLAUF DER ONTOGENESE

Im grossen Ganzen zeigt die Reifung der Hypothalami, d.h. die Aktivitätszunahme, einen ähnlichen Verlauf wie die der Hypophysen (Tab. 5). Bezieht man aber die Hormonaktivität des Hypothalamus auf die der Hypophyse, so ergibt sich ein differenzierteres Bild (Fig. 2). Bei den vier untersuchten Species ist das Verhältnis der Aktivitäten von Hypothalamus zu Hypophyse während der Entwicklung nicht konstant.

Bei den beiden Nesthockern erreichen die prozentualen Aktivitätsanteile nach anfangs niedrigen Werten sehr schnell ein Maximum von etwa 15%, um dann langsam auf die Adultwerte von ca. 5% abzusinken.

Beim Meerschweinchen wird ein Maximum von 25% am 52. Embryonaltag langsamer als bei den Nesthockern erreicht. Der Adultwert beträgt bei diesem Nager 7%.

Bei der Stachelmaus sind beim jüngsten untersuchten Stadium von 26 Embryonaltagen die ADH-Aktivitäten in Hypophysen und Hypothalami gleich gross; die relativen Hypothalamuswerte sinken dann auf ein Minimum von 10% am 32. Embryonaltag ab. Von diesem Zeitpunkt an nehmen die Werte zu und erreichen bei den Adulten 35%.

TABELLE 5

Antidiuretische Aktivität des Hypothalamus im Verlauf der Ontogenese bei Nesthockern und Nestflüchtern

	Entwicklungsstadium	ADH-Aktivität pro Hypothalamus (in mE)	ADH-Aktivität pro Hypothalamus, in Prozent der Aktivität der Hypophyse	Anzahl untersuchte Hypothalami	Anzahl Versuche
Rattus	18½ Embryonaltage	<0,002*	2,7*	350	1
	19½ „	0,009	4,1	86	1
	20½ „	0,05	15,6	36	1
	2. Postembryonaltag	0,36	12,2	22	5
	8. „	1,3	6,4	20	5
	16. „	5,0	5,8	4	2
	Adult	36,5	5,5	6	6
Meriones	19½ Embryonaltage	0,028	7,4	58	1
	2. Postembryonaltag	0,11	16,4	35	5
	8. „	1,2	11,8	18	4
	16. „	2,5	8,2	4	2
	Adult	24,0	5,0	2	2
Acomys	26½ Embryonaltage	0,08	96,4	9	1
	28½ „	0,11	18,3	10	1
	30½ „	0,39	47,7	6	1
	31½ „	0,35	9,7	8	1
	38 „ (neonat)	3,3	14,4	5	2
	5. Postembryonaltag	13,0	16,7	2	1
	Adult	56,5	34,7	2	1
Cavia	37½ Embryonaltage	0,07	9,2	7	1
	45½ „	1,8	16,9	6	2
	51½ „	13,3	21,1	3	1
	52½ „	16,2	24,9	3	1
	60½ „	36,4	15,0	5	2
	68½ „ (neonat)	43,7	10,3	3	1
	Adult	164	6,8	1	1

* Unterhalb der Nachweisgrenze dieser Versuchsanordnung (siehe Kapitel "Biologische Bestimmung")

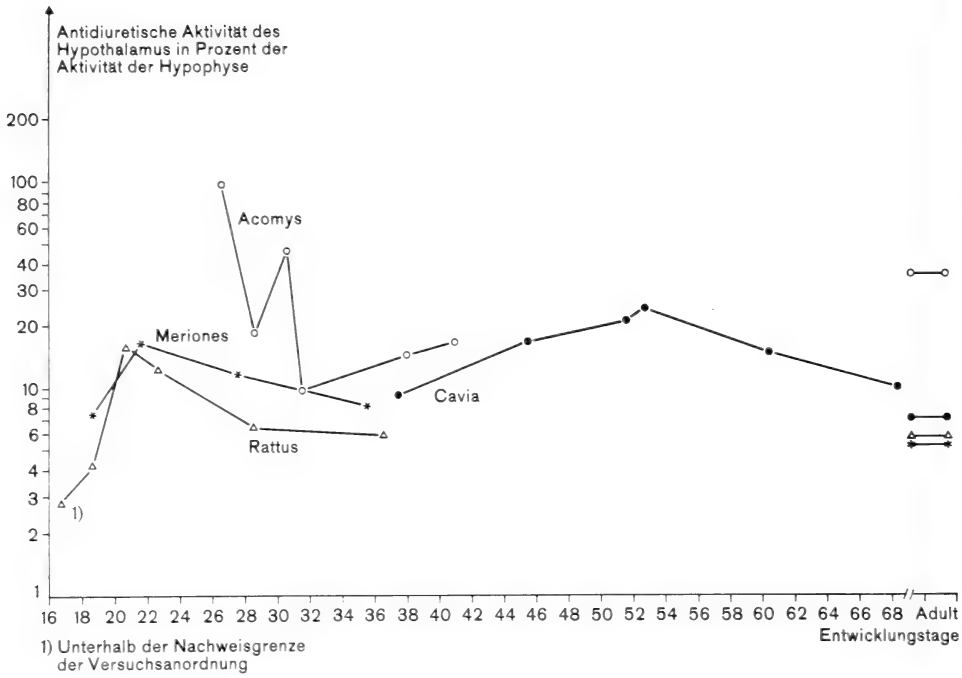


FIG. 2.

Antidiuretische Aktivität des Hypothalamus (in Prozent der Aktivität der Hypophyse) im Verlauf der Ontogenesen von *Rattus*, *Meriones*, *Cavia* und *Acomys*.

3.3. HISTOLOGISCHER NACHWEIS DES ERSTEN AUFTRETENS VON NEUROSEKRET IM HYPOPHYSENHINTERLAPPEN

Das Neurosekret der vier adulten Nager färbt sich, gleichgültig mit welcher Nachweismethode, verschieden intensiv an. Das Meerschweinchen zeigt am wenigsten Neurosekret, die Stachelmaus am meisten. Bei *Meriones* fällt die deutliche perivaskuläre Anordnung des sich intensiv anfärbenden Neurosekretes auf (Abb. 6).

Wenn wir also schon bei den Adulten in der Darstellung des Neurosekrets quantitative, möglicherweise aber auch qualitative, Unterschiede feststellen, so muss ein Vergleich zwischen dem ersten Auftreten von Neurosekret mit einer kritischen Zurückhaltung geführt werden.

Am kontrastreichsten, und darum für den Nachweis erster neurosekretorischer Substanz wohl am geeignetsten, ist die Färbung mit Aldehydfuchsin. Mit Chromalaun-Gallocyanin färbt sich der Hintergrund etwas stärker an, so dass die allerersten Spuren von Neurosekret, besonders beim Meerschweinchen, nicht so gut erfasst werden können. Die Chromalaun-Hämatoxylin-Phloxin-Färbung

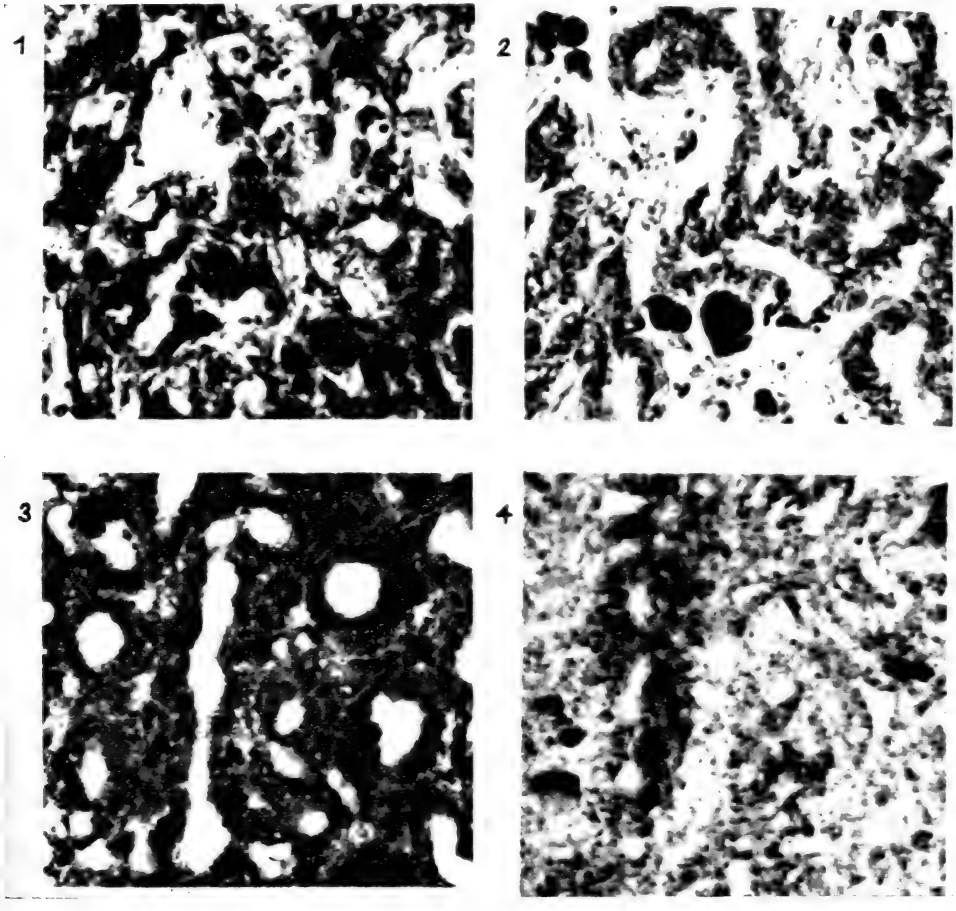


ABB. 6.

Neurosekret im Hypophysenhinterlappen der adulten vier untersuchten Nager.

1 Ratte	Schnittdicke: 5 μ
2 Wüstenratte	Färbung: Paraldehydfuchsin nach HALMI (1952)
3 Stachelmaus	Oxydation mit Perameisensäure
4 Meerschweinchen	Vergrösserung: 750 : 1

ist bekanntlich (ADAMS 1965) etwas weniger empfindlich. Erstes Neurosekret ist deshalb mit dieser Methode später nachzuweisen.

In Tabelle 6 ist das mit den drei Nachweismethoden erfasste erste Neurosekret verzeichnet. Mit Aldehydfuchsin finden wir bei beiden Nesthockern bei eben Geborenen erste Zeichen von Neurosekretion. Bei der Stachelmaus färbt sich mit dieser Methode erste neurosekretorische Substanz am 30½. Embryonaltag und beim Meerschweinchen am 42½. Embryonaltag an. Die Granulationsdichten

des Neurosekrets der vier Nager können aber zu diesen Zeitpunkten noch nicht miteinander verglichen werden. *Rattus* zeigt neonat eine etwas dichtere Granulation als die neugeborene Wüstenratte. Das erste Neurosekret ist bei *Cavia* ausserordentlich spärlich. Ungefähr gleiche Granulationsdichten sind bei *Rattus* bei Neonaten, bei *Meriones* zwischen dem ersten und zweiten Postembryonaltag, bei *Acomys* am 30½. Embryonaltag und bei *Cavia* am 48½. Embryonaltag anzugeben. Der Vergleich mit Fig. 1 zeigt, dass das mit Aldehydfuchsin erfasste erste Neurosekret zu charakteristischen Zeitpunkten auftritt und zwar am Anfang der erwähnten beschleunigteren Auffüllung der Hypophysen mit antidiuretischem Hormon.

Mit Chromalaun-Hämatoxylin-Phloxin finden wir erste Spuren von Neurosekret in der Neurohypophyse bei *Acomys* am 34½. Embryonaltag, bei *Cavia* am 60½. Embryonaltag, bei *Rattus* nach dem 6. und vor dem 15. Postembryonaltag (Zwischenstadien nicht untersucht) und bei *Meriones* nach dem 5. und vor dem 12. Postembryonaltag (Zwischenstadien nicht untersucht). Das mit dieser Methode erfasste erste Neurosekret tritt nicht zu charakteristischen Zeitpunkten auf.

TABELLE 6

Erstes Auftreten von Neurosekret im Hypophysenhinterlappen von Nesthockern und Nestflüchtern

Angewandte Methode	*Rattus*	*Meriones*	*Acomys*	*Cavia*
Aldehydfuchsin nach HALMI (1952)	Neonat	Neonat	30½ Embr.tage	42½ bzw. 48. Embr.tage
Chromalaun-Gallocyanin nach BOCK (1966)	Neonat	Neonat	30½ Embr.tage	48½ Embr.tage
Chromalaun-Hämatoxylin-Phloxin nach PEARSE (1960)	zwischen 6.+15. Postembr. tag *	zwischen 5.+12. Postembr. tag *	34½ Embr.tage	60½ Embr.tage

* Zwischenstadien fehlend

3.4. DAS POSTEMBRYONALE HIRNWACHSTUM VON *Acomys cahirinus dimidiatus*

Wie in der Einleitung erwähnt, erkennen WIRZ (1954), MANGOLD-WIRZ (1966) und PORTMANN (1962) im Vermehrungsfaktor des Zentralnervensystems ein Mass, das eindeutig erlaubt, die Säuger den Nesthockern oder den Nestflüchtern zuzuordnen.

Der Vermehrungsfaktor des Zentralnervensystems ist diejenige Zahl, die angibt, um welches Vielfache das Gehirn oder ein Teil desselben sein Gewicht nach

Geburt vermehren muss, um das Adultgewicht zu erreichen. Der Vermehrungsfaktor von 5 ist ein Grenzwert, der die stets kleineren Werte der Nestflüchter von den immer grösseren der Nesthocker trennt.

Die Stachelmäuse kommen in einem sehr unterschiedlichen Reifezustand zur Welt. Das Geburtsgewicht schwankt von 3,6 bis zu 8 g, bei einem Mittel von 5,3 g. Niedergewichtige Junge können noch ganz nackt sein. Meist sind die Auge bei Geburt noch geschlossen; sie öffnen sich aber spätestens nach 2 Tagen. Diese Zeichen der Unreife veranlassten uns, den Vermehrungsfaktor des Totalhirns von *Acomys* zu bestimmen.

Bei sechs Adulten finden wir ein durchschnittliches Gehirngewicht von 0,860 $\pm$ 0,030 g. Entsprechend der sehr unterschiedlichen Reife der Neugeborenen schwankt auch das Hirngewicht derselben: Bei einem Jungen von 3,6 g Körpergewicht wiegt es 0,389 g gegenüber 0,523 g von einem ausgereifteren Jungen von 6,4 g Körpergewicht. Der Mittelwert aus 9 Bestimmungen ist 0,466 $\pm$ 0,041 g.

Der Vermehrungsfaktor beträgt demnach im Mittel 1,85. Die Extremwerte sind bei einem besonders unreifen Jungen 2,21 und bei einem sehr reifen Neugeborenen 1,64.

Die Stachelmaus *Acomys cahirinus dimidiatus* gehört also eindeutig zu den Nestflüchtern.

4. DISKUSSION

4.1. Kritik der Methoden

Die Reifung des hypothalamo-neurohypophysären Systems ist bis heute nach folgenden Kriterien beurteilt worden:

1. Differenzierung der hypothalamischen Kerne, erfasst mit klassischen cytologischen Methoden.
2. Histochemischer Nachweis des ersten Auftretens von Neurosekret.
3. Gehalt an ocytocischer und antidiuretischer, bzw. vasopressorischer Aktivität.
4. Entwicklung des Enzymmusters.
5. Elektronenmikrographisches Bild.
6. Affinität von ADH und Ocytocin zu Neurophysin, bzw. intra- oder extragranuläre Verteilung der Hormone.

Die mit den verschiedenen Methoden erhaltenen Resultate beschreiben verschiedene Aspekte des neurosekretorischen Systems. Allen Methoden sind durch Empfindlichkeit, Auflösungsvermögen und Spezifität Grenzen gesetzt. Nichtbe-

achtung der oft beschränkten Aussagekraft der Resultate führt zu voreiligen Schlüssen und zu unfruchtbaren Kontroversen.

So weisen RODECK und CAESAR (1956) in einer vergleichenden Untersuchung erstes Gomori-positives Material im Hypophysenhinterlappen bei der Ratte am 7. und beim Meerschweinchen meist am 28. Postembryonaltag nach. Dem gegenüber berichten BARRY und BUGNON (1958), dass beim selben Tier eine Woche vor Geburt bereits Neurosekret in den hypothalamischen Kernen und in der Neurohypophyse zu finden sei. Auch wir finden vor Geburt im neurosekretorischen System Nissl-Substanz und Neurosekret.

Der Befund von RODECK und CAESAR ist erstaunlich, denn *Cavia* kommt nach einer mehr als drei mal längeren Tragzeit wie *Rattus* auch viel reifer als diese zur Welt. RODECK und CAESAR erklären das späte Auffinden von Neurosekret beim Meerschweinchen mit dessen Sekretarmut. Sie sind zudem der Auffassung, dass die Neurosekretion zu einem wohl definierten Zeitpunkt beginne, und dass anfangs bei geringen dargestellten Neurosekretmengen auch geringe Mengen von ADH und Ocytocin synthetisiert würden. Eine Definition des Neurosekretbeginns wird indessen nicht gegeben und kann nach unserer Meinung auch gar nicht gegeben werden. Die Annahme einer Parallelität des von ihnen dargestellten Neurosekrets und der gespeicherten Hormonmengen wird widerlegt durch Arbeiten von HELLER und LEDERIS (1959), FLÜCKIGER und OPERSCHALL (1962) und durch die vorliegenden Resultate. Neugeborene Meerschweinchen haben auf das Körpergewicht bezogen gleich viel oder sogar mehr antidiuretisches Hormon als Adulte. Wie methodenabhängig der Zeitpunkt erster beobachtbarer Neurosekretion ist, illustriert SMOLLER (1966) in einer Arbeit über die Entwicklung des neurosekretorischen Systems von *Hyla regilla*. Axone des Nucleus praeopticus enthalten im Embryonalstadium 23 (nach EAKIN) elektronendichte Granula, bevor diese Fasern die zukünftige Neurohypophyse erreicht haben. Aldehydfuchsin positives Material dagegen ist erst kurz vor dem Larvenstadium I nachzuweisen.

DAWSON (1966) spricht von einem „relative close parallelism" zwischen erstem von ihm im Hinterlappen der Ratte nachgewiesenen Neurosekret und dem von ROFFI (1958) am selben Tier bestimmten ADH-Gehalt von Hypophysen. Diese Übereinstimmung ist nach unserer Auffassung eine zufällige. Bei der Bestimmung einer Hormonaktivität ist es eine Frage der Anzahl verwendeter Drüsen oder Gewebestücke und der in der Nachweismethode gegebenen Empfindlichkeit wie früh in der Embryogenese Hormonspuren gefunden werden können; demgegenüber wird der Zeitpunkt des ersten positiven histologischen Nachweises von Neurosekret von der Empfindlichkeit und Selektivität der Färbung, wie wir auch im Kapitel 33 gezeigt haben, sowie vom mikroskopischen Auflösungsvermögen bestimmt.

So stellten wir im Verlauf unserer Untersuchung in Übereinstimmung mit DAWSON (1966) fest, dass Aldehydfuchsin nach GABE (1953), im Gegensatz zu

solchem nach HALMI (1962), nicht im Stande ist, Neurosekret juveniler Stadien nachzuweisen. Beide nach verschiedenen Verfahren hergestellten Aldehydfuchsine färben jedoch Neurosekret adulter Tiere gut an. DAWSON (1966) glaubt, die unterschiedliche Empfindlichkeit der beiden Farbstoffe mit der Tatsache erklären zu können, dass das Ausgangsmaterial, das basische Fuchsin, ein Gemisch mehrerer Komponenten sei, die je nach Hersteller variieren und dass bei der Darstellung des Aldehydfuchsins nach GABE (1963) gewisse Komponenten verloren gingen. Wir sind dieser Frage nachgegangen und haben die einzelnen Komponenten (GURR 1962) Pararosanilin (GURR, Michrom Nr. 722), Rosanilin (Michrom Nr. 623), New Fuchsin (Michrom Nr. 624) auf ihre färberischen Eigenschaften geprüft. Dabei zeigt es sich, dass New Fuchsin und Rosanilin mit Paraldehyd, bzw. Acetaldehyd praktisch keine Schiff'schen Basen bilden und demzufolge mit diesen beiden Komponenten kein Neurosekret nachgewiesen werden kann. Dieser Sachverhalt kann nach unserer Auffassung folgendermassen erklärt werden: Pararosanilin besitzt ausser den drei Aminogruppen keine anderen Substituenten während Rosanilin eine Methylgruppe in Orthostellung und New Fuchsin zwei Methylgruppen in Orthostellung besitzt. Methylgruppen begünstigen die Bildung von Schiff'schen Basen, resp. Aldehydfuchsin (Mesomere Effekte). Die schlechte Reaktionsfähigkeit der beiden erwähnten Komponenten kann daher nur noch mit der sterischen Hinderung der Methylgruppen erklärt werden. Interessant in diesem Zusammenhang ist, dass schon Pararosanilin aus sterischen Gründen propellerartig verdreht ist (GOULD 1962).

Aldehydfuchsin nach GABE (1953) wird in wässriger Lösung hergestellt. Nach vier Tagen Reifung erhält man einen ausgefällten Farbstoff, dessen Aminogruppen vermutlich vollständig durch Acetaldehyd blockiert sind. Aldehydfuchsin nach HALMI (1952) wird dagegen in alkoholischer Lösung dargestellt. Der Farbstoff kommt hier nicht zur Ausfällung; zudem wird er nach einer kürzeren Reifezeit von nur zwei bis drei Tagen verwendet, so dass nicht alle Aminogruppen abgesättigt sind (BANGLE 1954).

Die beiden verschieden hergestellten Aldehydfuchsine unterscheiden sich also in ihrer Struktur und in ihren Dissoziationskonstanten und dürften demzufolge eine unterschiedliche Affinität zu oxydiertem Neurosekret haben. Die geringe Empfindlichkeit des Gabe'schen Aldehydfuchsins könnte damit erklärt werden.

Es ist jedoch nicht auszuschliessen, dass das Neurosekret, bzw. dessen eventuelle verschiedene Komponenten (GINSBURG und IRELAND 1965, HOPE und HOLLENBERG 1966, LA BELLA et AL. 1967), im Verlauf der Ontogenese seine chemischen Eigenschaften verändert und damit auch wechselnde färberische Eigenschaften hat.

In diesem Zusammenhang ist auch die Arbeit von GRILLO (1964) bemerkenswert: Insulin konnte im Bioversuch und mit fluoreszierendem Antiinsulin embryonal früher nachgewiesen werden als die Granula der B-Zellen mit histochemischen

Methoden. Bedeutungsvoll ist, dass zumindest eine der verwendeten histochemischen Methoden, nämlich die Pseudoisocyaninreaktion, direkt Insulin nachweist (SCHIEBLER und SCHIESSLER 1959). Ist hier schon eine methodenabhängige Diskrepanz im frühesten Nachweis von ein und derselben Substanz festzustellen, so dürfen wir im Nachweis von zwei verschiedenen Stoffen des neurosekretorischen Systems, nämlich dem Octapeptid Vasopressin und dem Protein Neurophysin, keine allzu grosse Übereinstimmung erwarten. So ist es nicht erstaunlich, wenn beim Huhn (WINGSTRAND 1953, FUJITA 1955, GRIGNON 1956), beim Hund (BARGMANN 1949 a, b, BARGMANN und HILD 1949, DICKER und TYLER 1953 a, SCHARRER 1954, WURSTER und BENIRSCHKE 1964, VAN DER ZYPEN 1965), beim Menschen (BENIRSCHKE und MCKAY 1953, DICKER und TYLER 1953 b, RINNE et AL. 1962, WOZNIAK und OTULAKOWSKI 1966, LEVIN und IVANOVA 1966), bei verschiedenen Nagern (GREEN und VAN BREEMEN 1955, RODECK und CAESAR 1956, BARRY und BUGNON 1958, ROFFI 1958, HELLER und LEDERIS 1959, SCHMIECHOWSKA 1964, DANILOVA 1965, RINNE 1965, PILGRIM 1967 sowie vorliegende Arbeit) die Zeitpunkte von erstem färberisch nachgewiesenem Neurosekret und erster biologisch nachweisbarer Aktivität nicht übereinstimmen.

Viele Beobachtungen sprechen für eine enge Beziehung der Hinterlappenhormone zu dem anfärbbaren Neurosekret, bzw. dem Neurophysin, dessen biologische Bedeutung heute aber noch nicht bekannt ist (ACHER 1966). So sind die genauen Bindungskapazitäten von Ocytocin und Vasopressin an Neurophysin bestimmt worden (GINSBURG und IRELAND 1965). Daneben wurden aber noch Ergebnisse bekannt, die zeigen, dass Schwankungen des Hormongehalts nicht mit solchen der Neurosekretmenge parallel gehen müssen (MOSES et AL. 1963). DANIEL und LEDERIS (1965, 1966) konnten zeigen, dass die Elektronendichte der Elementargranula nicht notwendigerweise zum Hormongehalt in Beziehung steht. Auch kann Elektronendichte nicht immer mit anfärbbarem Neurosekret korreliert werden. So ist beispielsweise im neurosekretorischen System des neonaten Kaninchens Aldehydfuchsin-positives Material nachzuweisen (WURSTER und BENIRSCHKE 1964) während die Elementargranula zu diesem Zeitpunkt noch elektronenoptisch leer sind (BARER und LEDERIS 1966).

Interessant ist auch der Vergleich des Bindungszustandes von ADH und Ocytocin an Neurophysin, bzw. die extra- und intragranuläre Verteilung der Hormone bei Juvenilen und Adulten. Bei Neonaten und Jungen, aber auch laktierenden und durstenden Tieren sind die relativen Anteile der „freien" oder extragranulären Hormone viel grösser als bei Adulten (LEDERIS und HELLER 1960, BARER, LEDERIS und HELLER 1963). DICKER (1966) schliesst aus in vitro Versuchen, auf eine wesentlich kleinere Bindungskapazität des Neurophysins bei Neonaten als bei Adulten oder gar auf ein Fehlen desselben bei den Neugeborenen, da die ins Inkubationsmedium freigesetzten relativen Hormonmengen von Hypophysen neugeborener Ratten etwa 10 mal grösser waren als bei den Adulten.

Ebenfalls für eine wechselnde Bindungskapazität des Neurophysins für die beiden Octapeptide spricht eine Arbeit von THOMAS und GINSBURG (1966). Darin werden starke Indizien für eine allosterische Eigenschaft von Neurophysin vorgebracht. In dem einen Konfigurationszustand liegen die Bindungsorte für die Peptidhormone zugänglicher als in dem andern.

BARER und LEDERIS (1966) schliessen daraus, dass Konfigurationsänderungen, bzw. der Bindungsstatus des Neurophysins für eine fehlende Osmiophilie und damit für kleine Elektronendichte der Elementargranula sowie für deren geringe Affinität zu histologischen Farbstoffen verantwortlich gemacht werden könnten. Auf Grund der erwähnten Fakten dürfte also eine Bestimmung des Hormongehalts des neurosekretorischen Systems zur Beurteilung des Reifezustandes von Neonaten wesentlich geeigneter sein als der histologische Nachweis von Neurosekret.

SACHS (1960, 1963 a, 1963 b, 1967), SACHS und TAKABATAKE (1964), TAKABATAKE und SACHS (1964), SACHS und PORTANOVA (1964) verfolgten in einer Reihe von in vivo und in vitro Experimenten mit markierten Aminosäuren die Biosynthese des Vasopressins im neurosekretorischen System des Hundes und des Meerschweinchens. Ihre Ergebnisse lassen vermuten, dass die Synthese des Vasopressins über einen intermediären Precursor verläuft, der das Hormon in einer biologisch inaktiven Form gebunden hält. Das Vasopressin wird nach dieser Vorstellung dann während einer „Reifung" im Axon freigesetzt. Der Precursor wurde chemisch noch nicht näher charakterisiert; insbesondere ist nicht bekannt, ob der Precursor und das Neurophysin miteinander verwandt oder gar identisch sind.

Die Existenz eines Precursors oder zumindest verschiedene Bindungsverhältnisse von den Octapeptiden und dem Neurophysin in Hypophyse und Hypothalamus werden auch von THORN (1966) und BIE und THORN (1967) wahrscheinlich gemacht. Während isolierte Hypophysenhinterlappen nach Stimulationen, wie Erhöhung der K^+-Konzentration des Inkubationsmediums, Gaben von Acetylcholin und Adrenalin antidiuretisches Hormon freisetzen, tun dies isolierte Nuclei supraoptici nicht.

STEINER et AL. (1967) schlagen unabhängig von SACHS und Mitarbeitern praktisch das gleiche Synthesemodell für die Biosynthese von Insulin vor. Wenn wir die Vorstellungen von SACHS akzeptieren, so werden bei Hormonextraktionen von Hypothalami die an den Precursor gebundenen Hormone nicht mitextrahiert. Man müsste dann unterscheiden zwischen einer bestimmbaren Hormonmenge und einer im Bioversuch nicht unmittelbar bestimmbaren Hormonmenge, eben der biologisch gebundenen, inaktiven Form.

HELLER und LEDERIS (1958, 1959) konnten zeigen, dass sich die ocytocischen und vasopressorischen Substanzen aus Hypophysen juveniler und adulter Ratten chromatographisch gleich verhalten und sich chemisch höchstwahrscheinlich nicht unterscheiden. Die Identität je beider Hormone in Hypophyse und Hypo-

thalamus verschiedener Säugerspecies machte LEDERIS (1961) ebenfalls durch chromatographischen Vergleich wahrscheinlich. Damit ist natürlich, wie schon berichtet, die Anwesenheit mancher Substanzen, die im Bioversuch mit der Wirkung der beiden Hormone interferieren, nicht ausgeschlossen. Die bis heute untersuchten Säuger, mit Ausnahme der Unterordnung der Suina, synthetisieren alle als antidiuretisches Prinzip Arginin-8-Vasopressin (SAWYER 1966). Nilpferde, Pekaris und Schweine können Arginin-8-Vasopressin, Lysin-8-Vasopressin oder beide nebeneinander synthetisieren. Es konnte gezeigt werden, dass äquipressorische Dosen der beiden Peptide sich im antidiuretischen Effekt schwach, aber dennoch signifikant unterscheiden (VON DYKE et AL. 1955, HELLER und LEDERIS 1960, BERDE und CERLETTI 1961). Für Meerschweinchen und Ratte steht Arginin-8-Vasopressin als antidiuretisches Prinzip fest, während dieses bei der Stachelmaus und der Wüstenratte noch nicht bestimmt wurde. Doch darf bei beiden Arginin-8-Vasopressin angenommen werden, denn bei nahen Verwandten wie Ratte und einem nicht näher definierten Gerbilliden wurde diese Form isoliert (SAWYER 1966).

Da höchstwahrscheinlich im ganzen neurosekretorischen System bei allen vier Species das gleiche antidiuretische Prinzip vorkommt, können die verschiedenen Resultate auch verglichen werden.

4.2. VERGLEICH UNSERER RESULTATE MIT DATEN AUS DER LITERATUR

Unsere im Hypophysenhinterlappen gefundenen Mengen an antidiuretischem Hormon stimmen gut mit den in der Literatur angegebenen überein.

Für die adulte Ratte finden sich in der Literatur beispielsweise Werte von 183 mE/100 g Körpergewicht (MOSES et AL. 1963), 400 mE/100 g Körpergewicht (HELLER und LEDERIS 1959), 370 mE/100 g Körpergewicht (ACHER et AL. 1956 b), die nicht stark von unseren 291 mE/100 g Körpergewicht differieren.

Die ADH-Aktivität der Neurohypophyse des adulten Meerschweinchens geben HELLER und LEDERIS (1959) mit 513 mE/100 g Körpergewicht an, während wir 375 mE/100 g Körpergewicht bestimmen.

Für die von uns gemachten Bestimmungen bei der Stachelmaus und der Wüstenratte gibt es Vergleichswerte, die an den gleichen Tierstämmen gewonnen wurden. FLÜCKIGER und OPERSCHALL (1962) finden bei der adulten Stachelmaus 300 mE/100 g Körpergewicht, unser Wert ist 280 mE/100 g Körpergewicht. HUMMEL (1963) bestimmt für *Meriones* 404 mE/100 g Körpergewicht, wir finden 299 mE/100 g Körpergewicht.

Im allgemeinen enthält der Hypothalamus im Vergleich zur Hypophyse nur wenig Vasopressin und Ocytocin. Bei unseren adulten Ratten enthält der Hypothalamus im Mittel 36,5 mE ADH, was 5,5% der Aktivität der Hypophyse entspricht. Die Vergleichswerte aus der Literatur betragen 1,8—6,8% (LEDERIS 1961),

2,8—4,7% (Nucleus supraopticus allein, BIE und THORN 1967), 10% (LASLO und DE WIED 1966).

Im Hypothalamus des adulten Meerschweinchens finden wir 164 mE ADH oder 6,8% der hypophysären Aktivität. TAKABATAKE und SACHS (1964) bestimmen einen relativen Gehalt von 2,3%.

Der relative Gehalt an Vasopressin im Hypothalamus der Wüstenratte ist annähernd gleich gross wie bei der Ratte.

Eine Ausnahme macht die Stachelmaus. Im Hypothalamus sind 34,7% der ADH-Aktivität der Hypophyse. Einen ebenfalls hohen Hypothalamuswert hat der Hund mit 20% (VAN DYKE et AL. 1955). DAWSON (1966) bringt den hohen Wert des Hundes mit dessen bekanntem Neurosekretreichtum in Zusammenhang. Wir halten diesen Schluss nicht für gerechtfertigt, denn der relative Ocytocingehalt im Hypothalamus des Hundes beträgt ähnlich wie bei anderen Säugern nur 2,3%. Zudem besitzt die Stachelmaus, wie eine Stichprobe ergab, nicht annähernd so viel anfärbbares Neurosekret wie der Hund.

Der Hormongehalt der Hypophysen embryonaler und juveniler Ratten wurde schon in mehreren Arbeiten bestimmt. ROFFI (1958, 1959) findet bei Rattenembryonen im Alter von 18½ Embryonaltagen bis zum 2. Postembryonaltag ADH-Mengen, die mit den von uns bestimmten Werten sehr schön übereinstimmen. Auch er stellt kurz vor Geburt in der Zunahme der ADH-Werte ein Abflachen fest. Eine Erklärung kann bis heute nicht gegeben werden, denn es ist nicht bekannt, ob in dieser Zeit die ADH-Synthese verlangsamt oder die Freisetzung von Hormonen erhöht ist. ROFFI weist auf ein ähnliches Absinken der Aktivitäten kurz vor Geburt von gonadotropem (JOST 1951), corticotropem (COHEN 1955) und thyreotropem Hormon (GELOSO 1958) beim Kaninchen und bei der Ratte hin.

Kurz nach Geburt (Fig. 1) kommt es bei der Ratte zu einem raschen Auffüllen der Neurohypophyse mit antidiuretischem Hormon. Wir möchten einen solchen Entwicklungssprung in Anlehnung an FLEXNER (1955) als eine kritische Periode bezeichnen. ACHER et AL. (1956 b) und HELLER und LEDERIS (1959) untersuchten ebenfalls die postembryonale Entwicklung des ADH-Gehaltes der Rattenhypophyse. Ihre Werte unterscheiden sich von den unseren nur unwesentlich. Die postembryonale Zunahme des hypophysären antidiuretischen Hormons von *Meriones* wurde auch von HUMMEL (1963) untersucht. In Übereinstimmung mit ihm finden wir beim neonaten *Meriones* 0,5 mE Vasopressin oder ca. 0,1% der Adultaktivität. Nicht bestätigen können wir die niedrigen Werte, wie sie HUMMEL für die erste Postembryonalwoche angibt. So bestimmen wir am 8. Postembryonaltag 10,2 mE während HUMMEL immer noch 0,5 mE, d.h. 20 mal weniger verzeichnet. Die postembryonale Entwicklung der Hypophyse verläuft nach unseren Bestimmungen kontinuierlich, aber nicht so schnell wie bei der Ratte. Die Zunahme der ADH-Aktivität kurz vor Geburt ist auch hier etwas verlangsamt Die kritische Phase setzt ebenfalls zur Zeit der Geburt ein.

Bei der Stachelmaus ist die ausserordentlich schnelle Reifung auffallend. Die kritische Periode liegt bei ca. 29 Embryonaltagen.

Das Meerschweinchen zeigt die kritische Periode nicht so ausgeprägt wie die drei anderen Nager; sie liegt bei etwa 48 Embryonaltagen.

Von diesen beiden Nestflüchtern sind uns keine Vergleichsdaten der Embryonalzeit aus der Literatur bekannt.

4.3. Vergleich der ADH-Entwicklung mit anderen Reifungskriterien des sich entwickelnden neurosekretorischen Systems

Das mit Aldehydfuchsin und Chromalaun-Gallocyanin nachgewiesene erste Neurosekret in der Neurohypophyse der vier Nager fällt mit den jeweiligen kritischen Perioden zusammen. Wir halten diese Übereinstimmung für zufällig. Offensichtlich hat das Neurophysin in diesen Phasen eine gewisse Konzentration erreicht, um mit diesen Methoden gerade nachgewiesen werden zu können. Mit der nicht so empfindlichen Chromalaun-Hämatoxylin-Phloxin-Methode erscheint erstes Neurosekret später und nicht zu einem charakteristischen Zeitpunkt. Auffallend ist jedoch die bei *Acomys* im Vergleich zu den anderen drei Nagern kurze Zeitspanne von vier Tagen zwischen erstem mit Aldehydfuchsin und erstem mit Chromalaun-Hämatoxylin-Phloxin nachgewiesenem Neurosekret. Dies dürfte der sehr schnellen Entwicklung des neurosekretorischen Systems von *Acomys* entsprechen. Die Entwicklung des neurosekretorischen Systems der Ratte wurde mit histochemischen Methoden (Smiechowska 1964, Danilova 1965) und histoenzymologischen Methoden (Pilgrim 1967) verfolgt. Kurz vor der Geburt lassen sich erste Zeichen histochemischer Differenzierung nachweisen, während interessanterweise gewisse Enzyme sich färberisch erst bedeutend später feststellen lassen.

Enerström (1967) stellt im elektronenmikrographischen Bild des Nucleus supraopticus der Ratte entscheidende Veränderungen, und damit eine kritische Periode, zwischen dem 20. Embryonaltag und dem 2. Postembryonaltag fest. Wichtig ist in diesem Zusammenhang der Hinweis von Fawcett (1966), dass die Proteinsynthese nicht von einem vollständig entwickelten Ergastoplasma abhängig ist.

Wir stellen fest, dass die mit verschiedenen Methoden erhaltenen Resultate sich nicht ganz entsprechen. Teilweise ist dies bedingt durch die verschiedene Empfindlichkeit der bestenfalls semiquantitativen Methoden, andererseits werden eben verschiedene Eigenschaften untersucht.

4.4. Die Reifung des neurosekretorischen Systems der vier untersuchten Nager im Vergleich zu ihren Ontogenesetypen

Martin (1962) verglich die Ontogenesen der Ratte und des Meerschweinchens. Letzteres entwickelt sich als Nestflüchter mit einer dreimal so langen Tragzeit

ungefähr halb so schnell wie die Ratte. Auch die Stachelmaus, die wir durch die Bestimmung des postembryonalen Hirnwachstums eindeutig den Nestflüchtern zuordnen konnten, entwickelt sich langsamer als die Ratte (DIETERLEN 1963); und zwar entspricht bezüglich der Entwicklungsgeschwindigkeit ein Rattentag etwa eineinhalb Acomystagen. Diese Relation des Entwicklungstempos konnte kürzlich von MÜLLER (persönliche Mitteilung) bestätigt werden: Der Verknöcherungszustand des Schädels einer Stachelmaus vom 23½. Embryonaltag entspricht dem eines 17½ Tage alten Rattenembryos. (Man beachte, dass die Implantationszeiten bei allen vier Nagern ungefähr gleich lang sind, etwa 5—6 Tage. Die verschieden grossen Entwicklungstempi setzten erst nach der Implantation ein.)

Fig. 1 zeigt, dass die Kurven der ADH-Entwicklung bei den Nestflüchtern nicht etwa flacher verlaufen als bei den Nesthockern, wie dies vielleicht nach den Angaben von MARTIN, DIETERLEN und MÜLLER zu vermuten wäre. Ausgehend von einem Anfangswert von ca. 4% der auf 100 g Körpergewicht bezogenen Adultaktivität, braucht die Stachelmaus ungefähr 10, das Meerschweinchen ca. 25 Tage, um den Adultwert zu erreichen, während die Ratte (HELLER und LEDERIS 1959) und die Wüstenratte (HUMMEL 1963) dazu 40—50 Tage benötigen. *Cavia* und *Acomys* bauen eben als Nestflüchter auf den Geburtsmoment hin ADH-Mengen auf, die bezogen auf das Körpergewicht, die Adultwerte übertreffen. Ob dieser „überreife" Zustand den physiologischen Bedürfnissen entspricht, bedürfte noch der Prüfung; insbesondere wären Synthese und Sekretionsrate von ADH sowie der Reifezustand der Nieren zu prüfen. Neugeborene Nesthocker sind nicht im Stande, ihren Harn nach osmotischem Reiz zu verdünnen oder zu konzentrieren (FALK 1955, ADOLPH 1957). Nach HELLER (1949) und HELLER und LEDERIS (1959) setzen neonate Ratten nach osmotischer Belastung beträchtliche Mengen an antidiuretischem Hormon frei, ohne dass aber die Nieren darauf reagieren könnten. Erstaunlicherweise ist auch die Niere des neugeborenen Meerschweinchens noch nicht ganz reif (DICKER und HELLER 1951).

Bedeutungsvoll im Hinblick auf die Tragzeitlänge und den Ontogenesetypus sind die Zeitpunkte des jeweiligen Einsetzens der kritischen Perioden. Bei unsern Nestflüchtern setzt die kritische Phase der ADH-Entwicklung 20 Tage *(Cavia)*, bzw. 9 Tage *(Acomys)* vor Geburt ein, bei den Nesthockern erst bei Geburt. Bei Nestflüchtern mit einer längeren Tragzeit setzt also die Reifung des neurosekretorischen Systems früher ein als bei Nesthockern mit einer relativ kurzen Tragzeit.

4.5. Die Entwicklung des neurosekretorischen Systems im Vergleich zur Reifung anderer Hirnteile

Die Reifung des Zentralnervensystems verschiedener Nesthocker und Nestflüchter wurde in zahlreichen Arbeiten mit morphologischen, biochemischen und physiologischen Methoden verfolgt. (Übersichten: FLEXNER 1955, HIMWICH 1962).

Untersuchungen über den Cortex des Telencephalons von Ratte und Meerschweinchen geben Aufschluss über die grundsätzlich verschiedenen Ontogenesetypen dieser beiden Formen. Eine kritische Entwicklungsperiode in der Entwicklung des Cortex des Meerschweinchens ist die Zeit zwischen dem 41. und 46. Embryonaltag. Während dieser Zeit differenzieren sich die neocorticalen Schichten (PETERS und FLEXNER 1950, LA VELLE 1951, MARTIN 1962); die Kernvolumina erreichen ein Maximum (PETERS und FLEXNER 1950), die Dendriten nehmen an Zahl stark zu (PETERS und FLEXER 1950, MARTIN 1962), der Nucleolus wird in dieser Zeit zunehmend Feulgen-negativ (LA VELLE 1951), Succinodehydrogenase und Cytochromoxydase vermehren sich (FLEXNER, BELKNAP und FLEXNER 1953). Die Neuronen werden in dieser Zeit für Na^+-Ionen permeabel (FLEXNER und FLEXNER 1949), zur gleichen Zeit wie erste spontane elektrische Aktivität und durch Strychnin induzierte Potentiale gemessen werden können (FLEXNER, TYLER und GALLANT 1950).

Bei der Ratte liegt die kritische Periode des Cortex zwischen dem 4. und 10. Postembryonaltag: Die neocorticalen Schichten differenzieren sich (SUGITA 1918, MARTIN 1962), die Nissl-Substanz hat ein dem Adulten vergleichbares Muster entwickelt (MARTIN 1962), maximale Kernvolumina sind erreicht (BRIZZEE und JACOBS 1959), Dendritenfortsätze nehmen an Zahl stark zu (MARTIN 1962), die respiratorischen Enzyme entwickeln sich rascher (POTTER et AL. 1945), spontane und induzierte Potentiale können abgeleitet werden (CRAIN 1952).

Gewisse Systeme von Ratte und Meerschweinchen aber, wie die Blut-Hirn-Schranke (HIMWICH 1962), die saure Phosphatase (FLEXNER und FLEXNER 1948) und die Acetylcholinesterase (KAVALER und KIMEL 1952) zeigen kritische Phasen, die mit den oben erwähnten nicht übereinstimmen. TISSARI (1966) bestimmte im embryonalen Gehirn von *Cavia* den Gehalt von 5-HT, 5-HTP-Decarboxylase und MAO. Während 5-HT und 5-HTP-Decarboxylase ungefähr am 45. Embryonaltag stark zunehmen, ist der Gehalt der MAO während der ganzen Embryogenese konstant.

KNOLLE (1959) betont, dass bei der Entwicklung des Zentralnervensystems nicht von einer einzigen kritischen Phase gesprochen werden kann, ohne diese Vorstellung um ihren Sinn zu bringen. Die Succinodehydrogenase, beispielsweise, entwickelt sich in caudocranialer Richtung (KNOLLE 1959). Eine kritische Periode gilt daher in unserem Falle sinnvollerweise für ein bestimmtes Charakteristikum des neurosekretorischen Systems.

4.6. Die Reifung des neurosekretorischen Systems anderer Vertebraten; Literaturvergleich

Wie wir gezeigt haben, gilt bei den untersuchten Nagern, dass Nestflüchter neonat eine relativ grosse und Nesthocker eine relativ kleine ADH-Aktivität be-

sitzen. Die kritische Phase in der Entwicklung des neurosekretorischen Systems setzt bei ersteren embryonal und bei letzteren zum Zeitpunkt der Geburt ein. Es interessiert nun, ob die gefundene Regel auch bei anderen Nestflüchtern und Nesthockern innerhalb der Säuger und Vögel gilt.

Eine Übersicht (Tabelle 7) zeigt, dass bei den Säugern die neonaten Nesthocker relativ niedrige hypophysäre ADH-Aktivitäten besitzen, im Gegensatz zu den Nestflüchtern. Von den letzteren ist, ausser den Nagern, nur ein Wert des Rindes bekannt, der zudem nur auf acetongetrocknetes Hypophysenpulver bezogen ist (NIKITIN und TVERSKOJ 1951). Für den neonaten Menschen finden HELLER und ZAIMIS (1949), ebenfalls auf Hypophysenpulver bezogen, 22% der Adultaktivität. Die 208% des neugeborenen Rindes spiegeln also die hohe Reife seines neurosekretorischen Systems zum Zeitpunkt der Geburt wider.

Wenn die ADH-Aktivitäten der Neonaten auf das Körpergewicht bezogen werden, so kann der Wert des Hundes mit denen der Nestflüchter verglichen werden. Ein Hinweis mag sein, dass die Caniden Nesthocker mit vorgerückter Entwicklung (Haarkleid bei Geburt ausgebildet, frühes Oeffnen der Sinnespforten) sind.

Bedeutungsvoll ist das Einsetzen der kritischen Periode in der Entwicklung der ADH-Aktivität der Hypophyse. Beim Hund setzt sie, wie wir aus der Arbeit von DICKER und TYLER (1953 a) entnehmen, drei Tage vor Geburt ein. Im neurosekretorischen System des menschlichen Embryos setzt eine kritische Entwicklungsphase im 3.—4. Embryonalmonat ein. Dies kann aus den wenigen Daten von DICKER und TYLER (1953 b) und der Arbeit von LEVIN und IVANOVA (1966) geschlossen werden. Beim Rind fällt ein solcher Entwicklungssprung ebenfalls in den dritten Embryonalmonat bei einer gleich langen Tragzeit wie beim Menschen. Wir stellen also fest: Bei den Nesthockern, mit Ausnahme des Menschen, liegt die kritische Phase in der ADH-Zunahme Ende Embryonalzeit oder anfangs Postembryonalzeit, bei den Nestflüchtern setzt sie mehr oder weniger früh in der Embryonalzeit ein.

Was den histologischen Nachweis des ersten Neurosekrets anbetrifft, so kann doch bei allen in der Diskussion gemachten Vorbehalten gesagt werden, dass erstes nachweisbares Neurosekret bei den Nesthockern, mit Ausnahme des Menschen, sich kurz vor oder nach Geburt nachweisen lässt, während bei den Nestflüchtern dieses schon in der Embryonalzeit ausdifferenziert wird.

Der Mensch wurde von PORTMANN (1941, 1956, 1962) als sekundärer Nesthocker charakterisiert, ohne dass dabei etwas Bestimmtes über dessen Phylogenese impliziert ist. Sein neonater Reifezustand entspricht nicht dem eines primären Nesthockers; er kommt mit offenen Sinnesorganen zur Welt, die Vermehrungszahl des Gehirns beträgt 4,3. Die Tragzeit wird als „verkürzt" bezeichnet. Das frühe Einsetzen der kritischen Periode in der Entwicklung der ADH-Aktivität, der frühe Nachweis von Neurosekret und die auf das Körpergewicht bezogene

TABELLE 7 *Die Reifung des neurosekretorischen Systmes verschiedener Säuger ; Literaturvergleich*

	ADH-Aktivität der Hypophysen der Neonaten in Prozent der Adultaktivität	ADH-Aktivität der Hypophysen der Neonaten pro 100 g Körpergewicht in Prozent der Adultaktivität	Erstes Neurosekret	Tragzeit (in Tagen)	Autoren
NESTHOCKER					
Ratte	2,4—4,3	7,4—9,6	~neonat	21—22	ACHER et AL. (1956 b), DANILOVA (1964), DAWSON (1966), ENESTRÖM (1967), HELLER u. LEDERIS (1959), PILGRIM (1967), RINNE u. KIVALO (1965), ROFFI (1958/59), vorliegende Arbeit
Meriones	0,9—1,2	10,8	neonat	20	HUMMEL (1963), vorliegende Arbeit
Goldhamster			10. p.e.T.****	16	AUER (1951)
Hund	3,8	~180	1 Woche vor bis einige Wochen nach Geburt	63	DICKER u. TYLER (1953 a), BARGMANN (1949 a/b), SCHARRER (1954), VAN DER ZYPEN (1966), WURSTER u. BENIRSCHKE (1964)
Katze	4,2		kurz vor Geburt	63	DICKER u. TYLER (1953 b), VAN DER ZYPEN (1966), WURSTER u. BENIRSCHKE (1964)
Kaninchen	3,6 *		neonat gut entwickelt	30	BARER, HELLER u. LEDERIS (1963), WURSTER u. BENIRSCHKE (1964)
Känguruh (Setonyx)			neonat unreif	29	HANSTRÖM (1953)
Mensch **	3,0	104	12. bis 23. Woche der Schwangerschaft	267	BENIRSCHKE u. MCKAY (1953), HELLER u. LEDERIS (1959), RINNE et AL. (1962), WOZNIAK u. OTULAKOWSKI (1966)
NESTFLÜCHTER					
Meerschweinchen	17—24	97—110	42. bis 60. e.T.	68	BARRY u. BUGNON (1958), DICKER u. TYLER (1953 b), HELLER u. LEDERIS (1959), vorliegende Arbeit
Stachelmaus	8—38	108—237	30. e.T.	38	FLÜCKIGER u. OPERSCHALL (1962), vorliegende Arbeit
Gürteltier			~60. e.T.	150	WURSTER u. BENIRSCHKE (1964)
Rind		208***	~90. e.T.	280	NIKITIN u. TVERSKOJ (1951), KIVALO u. TALANTI (1957)
Seehund			neonat gut entwickelt	~365	AMOROSO (1958), zitiert von SLOPER (1958)

grosse ADH-Aktivität des Neonaten stützen die PORTMANN'sche Auffassung vom sekundären Nesthocker.

Wenn wir die Reifung des neurosekretorischen Systems bei Vögeln vergleichen, so muss vorerst auf ein wichtiges Faktum der Vogelontogenese hingewiesen werden. Die embryonale Ontogenese verläuft bis zum 12.—14. Bruttag für alle Typen gleichförmig, ob nun die gesamte Brutzeit lang oder kurz, ob der Schlüpfzustand Nesthocker oder Nestflüchter ist (PORTMANN 1959, 1962). Wir dürfen daher, sofern das neurosekretorische System dieser Regel gehorcht, vor dieser Zäsur keine Unterschiede in der Reifung des Systems zwischen den beiden Typen erwarten.

Die embryonale Entwicklung des neurosekretorischen Systems von Vögeln wurde bis heute, von einer Ausnahme (WINGSTRAND 1953) abgesehen, nur mit histologischen Methoden verfolgt. Quantitative Angaben von Hinterlappenhormonen fehlen. Tabelle 8 zeigt, dass beim Nesthocker Taube und bei den Nestflüchtern Huhn und Ente, alle mit verschieden langer Brutzeit, Neurosekret sich nach gleich langer Entwicklungszeit nachweisen lässt. MOSIER (1955) findet zwar beim Huhn schon nach 97 h Inkubationszeit Gomori-positives Material im Nucleus supraopticus. Doch wie GRIGNON (1956) schreibt, untersuchte MOSIER nicht einen neurosekretorischen Kern, sondern den Nucleus a von Rendahl, der wie viele Neuroblasten eine gewisse Affinität zu Chromalaun-Hämatoxylin besitzt. Zonotrichia hat eine extrem kurze Brutzeit und gehorcht möglicherweise daher der PORTMANN'schen Regel (1959) nicht.

Über die Entwicklung des neurosekretorischen Systems von niedrigeren Vertebraten liegen einige histologische Arbeiten vor. Neunaugen: STERBA et AL. (1965);

TABELLE 8

Erstes Auftreten von neurosekretorischem Material bei Vogelembryonen

	Erstes Neurosekret	Brutzeit in Tagen	Autor
Zonotrichia leucophrys gambelii	8.—10. e.T.*	11	VITUMS et AL. 1966
Taube	14. e.T.	17	WEBER und BACHMANN 1964
Huhn	13.—14. e.T.	21	WINGSTRAND 1953
Huhn	12.—13. e.T.	21	FUJITA 1955
Huhn	14. e.T.	21	GRIGNON 1956
Hausente	14. e.T.	28	ASSENMACHER 1957
(Huhn	4. e.T.	21	MOSIER 1955)

* e.T. = Embryonaltag

Teleostier: ARVY et AL. (1955), FRIDBERG und SAMUELSON (1959), KLEIN (1967); Elasmobranchier: GORBMAN und ISHII (1960); Anuren: MAZZI (1954), SMOLLER (1966); Urodelen: WEBER (1965); Reptilien: HILD (1951).

Ein Vergleich zwischen den in ihren Ontogenesen so sehr verschiedenen niederen Tiergruppen scheint zur Zeit noch wenig sinnvoll. Quantitative Angaben von Octapeptiden zur Zeit des Schlüpfens oder der Geburt fehlen, zudem ist die Rolle der Hinterlappenhormone im Elektrolythaushalt der Fische und der Reptilien noch unklar.

Angemerkt sei die für uns bedeutungsvolle Untersuchung von GORBMAN und ISHII (1960). Im Embryo des lebendgebährenden Haies *Squalus suckley* erscheint anfärbbares Neurosekret schon nach halber intrauteriner Entwicklungszeit bei einer „Tragzeit" von 24 Monaten.

4.7. ZUR LAGE DES SYNTHESEORTES IN DEN NEUROSEKRETORISCHEN ZELLEN

Wie wir schon berichteten, ist das Verhältnis der ADH-Aktivitäten von Hypothalamus zu Hypophyse während der Ontogenese nicht konstant (Fig. 2). Bei Ratte, *Meriones* und Meerschweinchen erreicht der Quotient nach anfänglich niedrigen Werten ein Maximum, das ca. drei mal so gross wie der jeweilige Adultwert ist. Bei *Acomys* beginnt unsere Kurve mit den Maximalwerten, die auch ungefähr drei mal so gross wie die Adultwerte sind. Möglicherweise wäre bei noch jüngeren Stadien ein den andern drei Nagern vergleichbares Absinken der Kurve festzustellen. Im Gegensatz zu den andern untersuchten Nagern fällt die Kurve bei *Acomys* nicht ab, sondern erreicht allmählich die hohen relativen Hypothalamusaktivitäten der Adulten.

Wir versuchen nun im Folgenden unsere Resultate im Lichte der heutigen Kenntnisse und Auffassungen der Syntheseleistungen der neurosekretorischen Zellen zu werten.

Fast allgemein wird heute angenommen, dass die Ribosomenkomponente und damit die Nissl-Substanz der Ort der Eiweiss-Synthese, auch in den neurosekretorischen Zellen, sei. Diese Vorstellung wird durch zahlreiche Experimente und Untersuchungen gestützt. SLOPER et AL. (1960) haben gezeigt, dass nach Injektion von markiertem Methionin und Cystein in den Subarachnoidalraum diese Substanzen nach wenigen Minuten in den neurosekretorischen Kernen retiniert werden, während die benachbarten Regionen nur sehr wenig Aminosäuren aufnehmen. In Ratten, deren Hypophysenstiele durchtrennt wurden, konzentriert sich injiziertes ^{35}S-Cystein auf der hypothalamischen Seite der Läsion (FICQ und FLAMENT-DURANT 1963). PALAY (1960) findet elektronendichte Granula des Nucleus praeopticus des Goldfisches in engem Zusammenhang mit dem Golgi-Komplex; die Neuriten dagegen besitzen weder ein endoplasmatisches Retikulum noch einen Golgi-Körper.

ZAMBRANO und DE ROBERTIS (1966 a) finden bei durstenden Ratten in den dilatierten Kavernen des endoplasmatischen Retikulums der neurosekretorischen Zellen ein filamentöses, makromolekulares Material, das höchstwahrscheinlich von den Ribosomen synthetisiert wird; seine Bildung wird denn auch durch Puromycin gehemmt (ZAMBRANO und DE ROBERTIS 1966 b).

Nach ihrer Vorstellung werden diese Makromoleküle vom Golgi-Apparat später zu Elementargranula kondensiert.

TAKABATAKE und SACHS (1964) beobachten in in vitro Versuchen, dass Sagittalschnitte des Hypothalamo-Eminentia-mediana Blocks ^{35}S-Cystein und ^{3}H-Tyrosin inkorporieren und daraus Vasopressin synthetisieren; Gewebeschnitte der Neurohypophyse können dies nicht.

Die Peptid-Protein-Synthese im Perikaryon der neurosekretorischen Zellen ist somit sehr wahrscheinlich, doch kann eine Beteiligung der Axone an der Bereitung des Neurosekretes und der Octapeptide nicht ausgeschlossen werden.

So vertritt DIEPEN (1962) die Auffassung, dass neurosekretorisches Material im ganzen Neuron, sowohl im Perikaryon wie im Axon und vor allem in den Nervenendigungen entstehen kann. Die Theorie einer „progressiven Synthese" wird auch von VOGT (1953) und GERSCHENFELD ET AL. (1960) vertreten. Letzterer kommt zu dieser Auffassung, weil der Durchmesser der Elementargranula im neurosekretorischen System von *Bufo arenus* entlang der Axone hypophysenwärts von 620 auf 1350—1500 Å zunimmt.

Wenn wir eine auf den ganzen Zellkörper verteilte Hormonsynthese annehmen, so müssten wir im Verlauf der Reifung immer ein konstantes Verhältnis der ADH-Aktivitäten von Hypothalamus zu Hypophyse bestimmen. Unsere Resultate sprechen aber nicht zugunsten einer solchen Annahme. Bei Voraussetzung einer vorwiegenden Peptid-Synthese in den distalen Axonabschnitten, wie es DIEPEN (1962) annimmt, müssten in frühen Ontogenesestadien die auf die Hypophyse bezogene Hypothalamusaktivität kleiner sein als in späten. Unsere Resultate stehen nicht in Einklang mit einem solchen Synthesemodell, denn gerade in frühen Embryonalstadien finden wir relativ hohe Hypothalamusaktivitäten.

Es bleibt noch die gegenwärtig meist gemachte Annahme zu diskutieren, wonach der Syntheseort der Hinterlappenhormone im Perikaryon liege. Unter dieser Voraussetzung müssten sich in früheren Entwicklungsstadien relativ zur Hypophyse grössere Hypothalamusaktivitäten bestimmen lassen als in späteren. Unsere Resultate stützen teilweise eine soche Hypothese. Bei allen vier untersuchten Species nehmen die relativen Hypothalamusaktivitäten bis zu einem jeweiligen Maximum embryonal zurück zu. Doch ausser bei *Acomys* sinken die Werte dann wieder ab (Ratte: Vom 20. Embryonaltag zum 18. Embryonaltag, *Meriones:* Vom 21. Embryonaltag zum 18. Embryonaltag, *Cavia:* Vom 52. Embryonaltag zum 37. Embryonaltag). Dieses Absinken der Hypothalamuswerte steht nicht im Einklang mit der zuletzt gemachten Annahme

einer Hormonsynthese im Perikaryon. Es könnte folgendermassen erklärt werden:

1. Die Extraktion ist vor allem bei jüngeren Embryonen nicht quantitativ.
2. Bei jüngeren Embryonen wird im Hypothalamus vorzugsweise Hormon, das in biologisch inaktiver Form an einen Precursor gebunden ist (SACHS und Mitarbeiter), synthetisiert.

Es wäre wünschbar, solche Hormonbestimmungen an Embryonen von grösseren Tieren, z.B. des Rindes zu wiederholen, wo ohne grosse Schwierigkeiten der Hypophysen-Hypothalamuskomplex in mehrere Kompartimente zerlegt werden könnte. Auch eine cytochemische Analyse des elektronenmikrographischen Bildes würde sicher zur Klärung der aufgeworfenen Fragen beitragen.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Reifung des hypothalamo-neurophysären Systems bei je zwei den Nagern zugehörigen Nesthockern und Nestflüchtern, nämlich *Rattus norvegicus* und *Meriones shawi shawi* sowie *Acomys cahirinus dimidiatus* und *Cavia cobaya* wurde untersucht.
2. Die antidiuretische Aktivität von Hypophysen und Hypothalami der Embryonen und Postembryonen wurde bestimmt und das erste Auftreten von Neurosekret in der Neurohypophyse färberisch nachgewiesen.
3. Bei *Rattus* und *Meriones* (Nesthocker) setzt zum Zeitpunkt der Geburt eine beschleunigtere Entwicklung oder kritische Periode des neurosekretorischen Systems ein, die sich in einer starken Zunahme des ADH-Gehaltes in Hypophyse und Hypothalamus äussert. Bei *Cavia* und *Acomys* (Nestflüchter) setzt die kritische Periode embryonal ein, und zwar bei *Cavia* nach dem 48. Embryonaltag und bei *Acomys* nach dem 29. Embryonaltag.
4. Erstes Neurosekret in der Neurohypophyse ist bei *Rattus* und *Meriones* am Tag der Geburt nachweisbar, bei *Cavia* am 42. Embryonaltag und bei *Acomys* am 30. Embryonaltag.
5. Die beschränkte Aussagekraft eines histologischen Nachweises von erstem Neurosekret wurde diskutiert.
6. Die Reifung des neurosekretorischen Systems unserer vier Nager sowie die in der Literatur beschriebene Reifung neurosekretorischer Systeme einiger anderer Säuger wurde in Zusammenhang mit den beiden Ontogenesetypen diskutiert.

7. Die gegenwärtigen Ansichten über den Syntheseort der Hypophysenhinterlappenhormone wurde benutzt um die vorliegenden ADH-Bestimmungen zu diskutieren. Zwischen unseren experimentellen Daten und den mit ganz anderen Methoden erarbeiteten Anschauungen besteht kein Widerspruch.

Résumé

1. La maturation du système hypothalamo-neurohypophysaire a été étudié chez deux rongeurs nidicoles: *Rattus norvegicus* et *Meriones shawi shawi* et chez deux rongeurs nidifuges: *Acomys cahirinus dimidiatus* et *Cavia cobaya.*

2. L'activité antidiurétique de l'hypophyse et de l'hypothalamus des formes pré- et postnatales a été déterminée et la première apparition de neurosécrétion dans la posthypophyse a été décelée histologiquement.

3. Chez *Rattus* et *Meriones* (Nidicoles) un développement accéléré — ou période critique du système neurosécréteur — se produit au moment de la naissance; elle se manifeste par une augmentation de l'hormone antidiurétique dans l'hypophyse et l'hypothalamus. Chez *Cavia* et *Acomys* (Nidifuges), la période critique se situe au stade embryonnaire, soit après le 48^{e} jour de gestation chez *Cavia*, et après le 29^{e} jour de gestation chez *Acomys.*

4. La première neurosécrétion est décelée dans la neurohypophyse le jour de la naissance chez *Rattus* et chez *Meriones;* après le 42^{e} jour de gestation chez *Cavia* et après le 29^{e} jour de gestation chez *Acomys.*

5. La valeur limitée d'une preuve histologique de la première neurosécrétion a été discutée.

6. La maturation du système neurosécréteur de nos quatre rongeurs est comparée à celle de quelques autres mammifères décrits dans la littérature. La maturation de ce système a été discutée en relation avec les deux types d'ontogenèse.

7. Les points de vue actuels sur le lieu de synthèse des hormones neurohypophysaires ont servi de base pour discuter le dosage de l'hormone antidiurétique. Il n'existe pas de contradiction entre nos résultats expérimentaux et les considérations découlant de méthodes entièrement différentes.

Summary

1. The maturation of the hypothalamo-neurohypophysial system in two nidicolous and two nidifugous rodents, namely *Rattus norvegicus* and *Meriones shawi shawi* as well as *Acomys cahirinus dimidiatus* and *Cavia cobaya* respectively, has been studied.

2. The antidiuretic activity of hypophyses and hypothalami from embryos and postembryos has been estimated and the first appearance of neurosecretory substance in the neurohypophysis has been determined histologically.

3. At the moment of birth, *Rattus* and *Meriones* (Nidicolous) show an accelerated development, or critical period, of the neurosecretory system, which manifests itself in a rapid increase of antidiuretic hormone in hypophysis and hypothalamus. *Cavia* and *Acomys* (Nidifugous) show the critical period during embryonic life; *Cavia* after 48 days and *Acomys* after 29 days of gestation.

4. In the hypophysis, neurosecretory substance can be detected for the first time at birth in *Rattus* and *Meriones*, at the 42nd day of foetal development in *Cavia*, and at the 30th day of foetal development in *Acomys*.

5. The limited value of a histological evidence of first neurosecretion was discussed.

6. The maturation of the neurosecretory system of our four rodents is compared with the ripening of this system in some mammals, mentioned in literature, in relation to both types of ontogeny.

7. The present opinion regarding the place of synthesis of both pituitary hormones was used to discuss our estimation of antidiuretic hormone. There is no disagreement between our experimental results and the general view based on results obtained with quite different methods.

LITERATURVERZEICHNIS

ACHER, R. 1958. *Etat naturel des principes ocytocique et vasopressique de la neurohypophyse*, in 2. Int. Symp. über Neurosekretion Lund, 71—79, Springer, Berlin.

— 1966. *Chemistry of Neurophysiological Hormons*, in The pituitary Gland vol. 3, Harris G. W., Donovan B. T. Ed., Butterworths, London.

— J. CHAUVET, G. OLIVRY. 1956 a. *Sur l'existence éventuelle d'une hormone unique neurohypophysaire, I. Relations entre l'ocytocine, la vasopressine et la protéine de van Dyke extraites de la neurohypophyse du bœuf.* Biochim. biophys. Acta 22: 421—27.

— J. CHAUVET, G. OLIVRY. 1956 b. *Sur l'existence éventuelle d'une hormone unique neurohypophysaire, II. Variations des teneurs en activités ocytocique et vasopressique de la neurohypophyse du rat au cours de la croissance et de la reproduction.* Biochim. biophys. Acta 22: 428—33.

ADAMS, C. W. M. 1965. *Neurohistochemistry*, Elsevier, Amsterdam.

ADOLPH, E. F. 1957. *Ontogeny of physiological regulations in the rat.* Quart. Rev. Biol. 32: 89—137.

AMOROSO, E. C., R. J. HARRISON, L. HARRISON-MATTHEWS et AL. 1958. Zitiert in: J. C. SLOPER. 1958. *Hypothalamo-neurohypophysial neurosecretion.* Int. Rev. Cytol. 7: 337—89.

ARVY, L., M. FONTAINE, M. GABE. 1955. *Modification de la voie neurosécretrice hypothalamo-hypophysaire de Salmo salar L. au cours du cycle evolutif.* C. R. Ass. Anat. 42: 224—33.

ASSENMACHER, J. 1957. *Evolution de la neurosécretion hypothalamo-neurohypophysaire au cours de l'organogénèse du Canard domestique.* C. R. Soc. Biol. 151: 1301—04.

AUER, J. 1951. *Postnatal cell differentiation in the hypothalamus of the hamster.* J. comp. Neurol. 95: 17—41.

BANGHAM, D. R., M. V. MUSSET. 1958. *3. Int. Standard for posterior pituitary.* Bull. Org. mond. Santé 19: 325—40.

BANGLE, R. jr. 1954. *Gomori's Paraldehydfuchsin, I. Physico-chemical and staining properties of the dye.* J. Histochem. Cytochem. 2: 291—99.

BARER, R., H. HELLER, K. LEDERIS. 1963. *The isolation, identification and properties of the hormonal granules of the neurohypophysis.* Proc. roy. Soc. B 158: 388—416.

— K. LEDERIS. 1966. *Ultrastructure of rabbit neurohypophysis with special reference to the release of hormones.* Z. Zellforsch. 75: 201—39.

BARGMANN, W. 1949 a. *Über die neurosekretorische Verknüpfung von Hypothalamus und Neurohypophyse.* Z. Zellforsch. 34: 610—34.

— 1949 b. *Über die neurosekretorische Verknüpfung von Hypothalamus und Hypophyse.* Klin. Wschr. 27: 617—22.

— W. HILD. 1949. *Über die Morphologie der neurosekretorischen Verknüpfung von Hypothalamus und Neurohypophyse.* Acta anat. 8: 264—80.

BARRY, J. C. BUGNON. 1958. *Recherches sur la maturation de la glande diencéphalique chez le cobaye.* C. R. Soc. Biol. 152: 125—27.

BENAZZI, M. 1933. *L'evoluzione di un carattere biologico nei Mammiferi: la viviparità.* Attualità Zoologiche 1: 1—84.

BERDE, B. 1963. *Pharmacologie des hormones neurohypophysaires et de leurs analogues synthétiques.* Masson, Paris.

— A. CERLETTI. 1961. *Über die antidiuretische Wirkung von synthetischem Lysin-Vasopressin.* Helv. physiol. pharmacol. Acta 19: 135—50.

BERNIRSCHKE, K., D. G. MCKAY. 1953. *The antidiuretic hormone in fetus and infant: histochemical observations with special reference to amniotic fluid formation.* Obstet. Gynec., N.Y. 1: 638—49.

BIE, P., N. A. THORN. 1967. *In vitro studies of the release mechanism for vasopressin in rats.* Acta endocrin., Kbh. 56: 139—45.

BOCK, R. *Über die Darstellbarkeit neurosekretorischer Substanz mit Chromalaun-Gallocyanin im supraoptico-hypophysären System beim Hund.* Histochemie 6: 362—69.

BOISSONAS, P. 1965. *Les bases chimiques de l'interprétation du mécanisme d'action des hormones peptidiques.* Ann. Endocrin. 26: 635—42.

BRIZZEE, K. R., L. A. JACOBS. 1959. Growth 23: 337.

CHAWORTH-MUSTERS, J. L., J. R. ELLERMANN. 1947. *A revision of the genus Meriones.* Proc. zool. Soc. Lond. 117: 478—504.

COHEN, A. 1955. *Répartition des lipides dans le cortex surrénal d'embryons de rats décapités.* Arch. Anat. Morphol. exp. 44: 265—76.

CRAIN, S. M. 1952. *Development of electrical activity in the cerebral cortex of the albino rat.* Proc. Soc. exp. Biol. Med. 81: 49—51.

DANIEL, A. R., K. LEDERIS. 1965. Gen. comp. Endocrinology 5: 9—10, Abstracts of papers for the third conference of European comparative Endocrinologists, Copenhagen, 1965.

— K. LEDERIS. 1966. *Effects of ether anesthesia and haemorrhage on the hormone storage and ultrastructure of the rat neurohypophysis.* J. Endocrin. 34: 91—104.

DANILOVA, A. A. 1965. *A histochemical study of the development of the neurones of the supra-optic nucleus of the hypothalamus and posterior hypophysial lobe in rats.* Bull. exp. Biol. Med. 58: 994-97.

DAWSON A.B. 1966 *Early secretory activity in the hypotalamic nuclei and neurohypophysis in the rat : determined by selective staining.* J. Morph. 118: 549-64.

DICKER, S. E. 1966. *Release of vasopressin and oxytocin from isolated pituitary glands of adult and new-born rats.* J. Physiol. 185: 429—44.

— H. HELLER. 1951. *The mechanism of water diuresis in adult and newborn guinea-pigs.* J. Physiol. Lond. 112: 149—55.

— C. TYLER. 1953 a. *Estimation of the antidiuretic, vasopressor and oxytocic hormones in the pituitary gland of dogs and puppies.* J. Physiol. Lond. 120: 141—45.

— C. TYLER. 1953 b. *Vasopressor and oxytocic activities of the pituitary glands of rats, guinea-pigs and cats and of human foetuses.* J. Physiol. Lond. 121: 206—14.

DIEPEN, R. 1962. in *Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen.* Vol. 4, Teil 7. W. Bargmann. Ed. Springer, Berlin.

DIETERLEN, F. 1961. *Beiträge zur Biologie der Stachelmaus Acomys cahirinus dimidiatus.* Z. Säugetierk. 26: 1—13.

— 1963. *Vergleichende Untersuchungen zur Ontogenese von Stachelmaus (Acomys) und Wanderratte (Rattus norvegicus), Beiträge zum Nesthocker-Nestflüchter-Problem bei Nagetieren.* Z. Säugetierk. 28: 193—227.

ELIASSON, R., L. LIE, B. PERNOW. 1956. *A comparative study of substance P from intestine and brain.* Brit. J. Pharmacol. 11: 137—40.

ENESTRÖM, S. 1967. *Nucleus supraopticus.* Acta path. microbiol. scand. Suppl. 186.

FALK, G. 1955. *Maturation of renal function in infant rats.* Amer. J. Physiol. 181: 157—70.

FAWCETT. 1966. *An atlas of fine structure of the cell.* Saunders, Philadelphia.

FERNSTROM, R. G. 1958. *A durable Nissl stain for frozen and paraffin sections.* Stain. Technol. 33: 175—76.

FICQ, A., J. FLAMENT-DURAND. 1963. *in Techniques in endocrine research.* Eckstein P., Knowles F. Ed. Acad. Press, New York, 73—85.

FLEXNER, J. B., L. B. FLEXNER. 1948. *Biochemical and physiological differentation during morphogenesis. VII. Adenylpyrophosphatase and acid phosphatase activities in the developing cerebral cortex and liver of the fetal guinea-pig.* J. cell. comp. Physiol. 31: 311—20.

— 1955. *Enzymatic and functional patterns of the developing mammalian brain.* In: *Biochemistry of the developing brain,* Waelsch H. Ed. Acad. Press, New York.

— E. L. BELKNAP, jr., J. B. FLEXNER. 1953. *Biochemical and physiological differentiation during morphogenesis. XVI. Cytochrome oxidase, succino dehydrogenase and succinoxidase in the developing cerebral cortex and liver of the fetal guinea-pig.* J. cell. comp. Physiol. 42: 151—61.

FLEXNER, J. B. FLEXNER. 1949. *Biochemical and physiological differentiation during morphogenesis. IX. The extracellular and intracellular phases of the liver and cerebral cortex of the fetal guinea-pig as estimated from distribution of chloride and radiosodium.* J. cell. comp. Physiol. 34: 115—27.

— D. B. TYLER, L. J. GALLANT. 1950. *Biochemical and physiological differentiation during morphogenesis. X. Onset of electrical activity in developing cerebral cortex of fetal guinea-pig.* J. Neurophysiol. 13: 427—30.

FLÜCKIGER, E., P. OPERSCHALL. 1962. *Die funktionelle Reife der Neurohypophyse bei neonaten Nestflüchtern und Nesthockern.* Rev. suisse Zool. 69: 297—301.

FRIDBERG, G., B. SAMUELSSON. 1959. *The secretory conditions in the praeoptic-hypophysial system of the roach (Leusciscus rutilus) during the histogenesis.* Acta zool. 40: 365—82.

FUJITA, H. 1955. *Über die histologische Untersuchung des Hypothalamus-Hypophysensystems der Vögel. II. Ontogenetische Studien über den Bau und die Neurosekretion und Nisslbild des Hypothalamus-Hypophysensystems des Haushuhns.* Arch. hist. Jap. 9: 213—24.

GABE, M. 1953. *Sur quelques applications de la coloration par la fuchsine-paraldehyde.* Bull. Micr. appl. 3: 153—62.

GELOSO, J. P. 1958. *Recherches préliminaires sur la sécrétion de la thyroxine par la thyroïde de foetus de rat ; en fin de gestation.* C. R. Acad. Sci. 246: 168.

GERSCHENFELD, H. M., J. H. TRAMEZZANI, E. DE ROBERTIS. 1960. *Ultrastructure and function in neurohypophysis of the toad.* Endocrinology 66: 741—62.

GINSBERG, M., M. IRELAND. 1965. *The preparation of bovine neurophysin and the estimation of its maximum capacity to bind oxytocin and arginine vasopressin.* J. Endocrin. 32: 187—98.

GORBMAN, A., S. ISHII. 1960. *Stimulation of neurosecretion in Shark embryos by thyroid hormone.* Proc. Soc. exp. Biol. Med. 103: 865—67.

GOULD, E. S. 1962. *Mechanismus und Struktur in der organischen Chemie.* Chemie, Weinheim.

GREEN, J. D., V. L. VAN BREEMEN. 1955. *Electron microscopy of the pituitary and observation on the neurosecretion.* Amer. J. Anat. 97: 177—203.

GRIGNON, G. 1956. *Développement du complexe hypothalamo-hypophysaire chez l'embryon de poulet.* Diss. Université de Nancy, Faculté de Médecine.

GRILLO, T. A. I. 1964. *The occurrence of insulin in the pancreas of foetuses of some rodents.* J. Endocrin. 31: 67—73.

GURR. 1962. *Staining, Animal tissues, Practical and Theoretical,* Leonard Hill (Books) Limited, London.

HALMI, N. S. 1952. *Differentiation of two types of basophil in the adenohypophysis of the rat and mouse.* Stain Technol. 27: 61—64.

HANSTRÖM, B. 1953. *The hypophysis in a wallaby, two treeshrews, a marmoset, and an orang-utan.* Ark. Zool. 6: 97—154.

HELLER, H. 1949. *Effects of dehydration on adult and newborn rats.* J. Physiol. Lond. 108: 303—14.

— K. LEDERIS. 1958. *Paper chromatography of small amounts of vasopressin and oxytocin.* Nature Lond. 182: 1231—32.

— K. LEDERIS. 1959. *Maturation of the hypothalamo-neurohypophysial system.* J. Physiol. Lond. 147: 299—314.

— K. LEDERIS. 1960. *Posterior pituitary hormones of the hypothalamus.* J. Physiol. Lond. 151: 47—49.

HELLER, E. J. ZAIMIS. 1949. *The antidiuretic and oxytocic hormones in the posterior pituitary glands of newborn infants and adults.* J. Physiol. Lond. 109: 162—69.

HILD, W. 1951. *Vergleichende Untersuchungen über Neurosekretion im Zwischenhirn der Amphibien und Reptilien.* Z. Anat. Entw. Gsch. 115: 459—479.

HIMWICH, W. A. 1962. *Biochemical and neurophysiological development of the brain in the neonatal period,* in International review of neurobiology Vol. 4, Academic Press, New York und London.

HOPE, D. B., M. D. HOLLENBERG. 1966. *Isolation of a new hormone-binding protein from the posterior lobes of bovine pituitary glands.* Biochem. J. 99: 5P—6P.

HUMMEL, R. 1963. *Untersuchungen über den Elektrolyt- und Wasserhaushalt von Meriones shawii shawii (Duvernoy).* Helv. physiol. pharmacol. Acta Suppl. XIV: 1—76.

JEFFERS, W. A., M. M. LIVEZEY, J. H. AUSTIN. 1942. *A method for demonstration an antidiuretic action of minute amounts of pitressin: statistical analysis of results.* Proc. Soc. exp. Biol. N.Y. 50: 184—88.

JOST, A. 1951. *Recherches sur la différence sexuelle du lapin. IV. Organogenèse après décapitation du foetus.* Arch. Anat. micr. Morph. exp. 40: 247—81.

KIMEL, V. M., F. KAVALER. 1952. *Biochemical and physiological differentiation during morphogenesis. XV. Acetylcholinesterase activity of the motor cortex of the guinea-pig.* J. comp. Neurol. 96: 113—19.

KIVALO, E., S. TALANTI. 1957. *The foetal development of the hypothalamic-hypophysial neurosecretory system of the cow embryo.* Acta. endocrin. Kbh. 26: 471—76.

KLEIN, C. 1967. *Etude du développement du système hypothalamo-phypophysaire chez le Saumon Salmo salar L.* Gen. comp. Endocrinology 8: 368—77.

KNOLLE, J. 1959. *Über die Reifung des cerebralen Fermentmusters der Succinodehydrogenase in der Ontogenese von "Nesthockern" und "Nestflüchtern" (Portmann) bei Vögeln und Säugetieren.* Z. Zellforsch. 50: 183—231.

LA BELLA, F. S., E. BINDLER, S. VIVIAN. 1967. *Amino acid composition of neurohypophysial secretory granules and van Dyke protein.* Biochem. Pharm. 16: 1126—30.

LARSEN, E. 1936. *Depressor substance in the posterior lobe of pituitary.* J. Pharmacol. 56: 396—416.

LASLÓ, F. A., D. DE WIED. 1966. *Antidiuretic hormone content of the hypothalamo-neurohypophysial system and urinary excretion of antidiuretic hormone in rats during the development of diabetes insipidus after lesions in the pituitary stalk.* J. Endocrin. 36: 125—37.

LA VELLE, A. 1951. *Nuclear changes and development of Nissl-substance in the cerebral cortex of fetal guinea-pigs.* J. comp. Neurol. 94: 453—473.

LEDERIS, K. 1961. *Vasopressin and oxytocin in the mammalian hypothalamus.* Gen. comp. Endocrinology 1: 80—89.

— H. HELLER. 1960. *Intracellular storage of vasopressin and oxytocin in the posterior pituitary lobe.* 1. Int. Congr. Endocrinology Kbh., Comm. no. 58: 115—16.

LEVIN, S. E., E. A. IVANOVA. 1966. *Biological assay of oxytocin in the hypothalamic-hypophysial system and placenta in human embryogenesis.* Dokl. Acad. Sci. U.S.S.R. 171: 794—96.

MANGOLD-WIRZ, K. 1966. *Cerebralisation und Ontogenesemodus bei Eutherien.* Acta anat. 63: 449—508.

MARTIN, R. 1962. *Entwicklungszeiten des Zentralnervensystems von Nagern mit Nesthocker- und Nestflüchterontogenese (Cavia cobaya Schreb) und Rattus norvegicus Erxleben)*. Rev. suisse Zool. 69: 617—727.

MAZZI, V. 1954. *Alcune osservazioni intorno al sistema neurosecretario ipotalamo-ipofisario e all'organo sottocommissurale nell'ontogenesi di rana agilis*. Monit. zool. ital. 62:78—82.

MOSES, A. M. et AL. 1963. *Dissociation between the content of ADH and neurosecretory material in the rat neurohypophysis*. J. Endocrin. 26: 273—78.

MOSIER, H. D. 1955. *The development of the hypothalamo-neurohypophysial secretory system in the chick embryo*. Endocrinology 57: 661—69.

MÜLLER, F. 1968 a. *Zur frühen Evolution der Säuger-Ontogenesetypen*. (Acta anat. im Druck).

— 1968 b. *Die transitorischen Verschlüsse der Beutler*. (Acta anat. im Druck.)

NIKITIN, P. I., TVERSKOJ. 1951. *Entwicklung der antidiuretischen und ocytocischen Aktivität in der Neurohypophyse im Laufe der Entwicklung*. Fiziol. Zh. S.S.S.R. 37: 205—08.

PALAY, S. L. 1960. *The fine structure of secretory neurons in the preoptic nucleus of the goldfish (Carassius auratus)*. Anat. Rec. 138: 417—43.

PEARSE, A. G. E. 1960. *Histochemistry* 2. ed. Churchill, London.

PETERS, V. B., L. B. FLEXNER. 1950. *Biochemical and physiological differentiation during morphogenesis. VIII. Quantitative morphologic studies on the developing cerebral cortex of the fetal guinea-pig*. Amer. J. Anat. 86: 133—61.

PILGRIM, C. 1967. *Über die Entwicklung des Enzymmusters in den neurosekretorischen hypothalamischen Zentren der Ratte*. Histochemie 10: 44—65.

PORTMANN, A. 1938. *Ontogenese der Säuger als Evolutionsproblem II. Zahl der Jungen bei Geburt*. Biomorph. Basel 1: 109—26.

— 1939. *Nesthocker und Nestflüchter als Entwicklungs-Zustände von verschiedener Wertigkeit bei Vögeln und Säugern*. Rev. suisse Zool. 46: 385—90.

— 1941. *Die biologische Bedeutung des ersten Lebensjahres des Menschen*. Schweiz. med. Wschr. 71: 921—24.

— 1942. *Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit*. Rev. suisse Zool. 49: 169—85.

— 1951. *Ontogenesetypus und Cerebralisation in der Evolution der Vögel und der Säuger*. Rev. suisse Zool. 58: 427—34.

— 1956. *Biologische Fragmente zu einer Lehre vom Menschen*. Basel 1944, revidierte Taschenbuchausgabe: Zoologie und das neue Bild vom Menschen. Rowohlt, Hamburg.

— 1959. *Die Entwicklungsperiode vom 11.—14. Bruttag und die Verkürzung der Brutzeit bei Vögeln*. Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich 104, Festschrift Steiner.

— 1962. *Cerebralisation und Ontogenese*. Med. Grundlagenforschung 4: 1—62.

POTTER, V. R., W. C. SCHNEIDER, G. J. LIEBL. 1945. *Enzyme changes during growth and differentiation in the tissues of the newborn rat*. Cancer Res. 5: 21—24.

RINNE, U. K., E. KIVALO, S. TALANTI. 1962. *Maturation of human hypothalamic neurosecretion*. Biol. Neonatorum 4: 351—64.

— E. KIVALO. 1965. *Maturation of hypothalamic neurosecretion in rat, with special reference to the neurosecretory material passing into the hypophysial portal system*. Acta neuroveg. 27: 166—83.

ROBINSON, R. J., J. P. M. TIZARD. 1966. *The central nervous system in the newborn*. Brit. med. Bull. 22: 49—55.

RODECK, H., R. CAESAR. 1956. *Zur Entwicklung des neurosekretorischen Systems bei Säugern und Mensch und der Regulationsmechanismus des Wasserhaushalts.* Z. Zellforsch. 44: 661—91.

ROFFI, J. 1958. *Dosage de la vasopressine dans l'hypophyse de rat en fin de gestation.* C. R. Soc. Biol. 152: 741—43.

— 1959. *Recherches sur la teneur en vasopressine de la posthypophyse chez le foetus et le nouveau-né.* Thèse, Faculté des Sciences de l'Université de Paris.

RUCH, W. 1967. *Die Implantationzeit und deren Beeinflussung durch die Laktation bei Acomys cahirinus dimidiatus.* Rev. suisse Zool. 74: 566—69.

SACHS, H. 1960. *Vasopressin biosynthesis. I. in vivo studies.* J. Neurochemistry 5: 297—303.

— 1963 a. *Vasopressin biosynthesis. II. Incorporation of ^{35}S-cysteine into vasopressin and protein associated with cell fractions.* J. Neurochemistry 10: 299—311.

— 1963 b. *Studies on the intracellular distribution of vasopressin.* J. Neurochemistry 10: 289—97.

— 1967. *Biosynthesis and release of ADH.* Amer. J. Med. 42: 687—700.

— R. PORTANOVA. 1964. *Further evidence for a precursor in vasopressin biosynthesis.* Proc. 2nd. Int. Congress Endocrinology part II: 1286—87.

— Y. TAKABATAKE. 1964. *Evidence for a precursor in vasopressin biosynthesis.* Endocrinology 75: 943—48.

SALZMANN, R. 1963. *Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie von Meriones shawi.* Rev. suisse Zool. 70: 343—452.

SAWYER, W. H. 1961. Meth. med. Res. 9: 210—219.

— 1966. *Neurohypophysial principles of vertebrates.* In: *The pituitary gland* vol. 3, Harris G. W., Donovan B.T. Ed. Butterworths, London.

SCHARRER, E. *The maturation of the hypothalamic-hypophysial neurosecretory system in the dog.* Anat. Rec. 118: 437.

— B. SCHARRER. 1937. *Über Drüsen-Nervenzellen und neurosekretorische Organe bei Wirbellosen und Wirbeltieren.* Bio. Rev. Cambridge Phil. Soc. 12: 185—94.

— B. SCHARRER. 1940. *Secretory cells within the hypothalamus.* Research Publs. Assoc. Research Neurons Mental Disease 20: 170—94.

— B. SCHARRER. 1954. *Neurosekretion:* Handbuch Mikr. Anatomie des Menschen Vol. 6, Teil 5: 953—1066.

— B. SCHARRER. 1963. *Neuroendocrinology.* Columbia University Press.

SCHIEBLER, T. H., S. SCHIESSLER. 1959. *Über den Nachweis von Insulin mit den metachromatisch reagierenden Pseudoisocyaninen.* Histochemie 1: 445—65.

SIMPSON, G. G. 1945. *The principles of classification and a classification of mammals.* Bulls. Amer. Mus. Nat. Hist. N.Y. 85.

SLOPER, I. C., D. J. AMOTT, B. C. KING. *Sulphur metabolism in the pituitary and hypothalamus of the rat: A study of radioisotope-uptake after the injection of ^{35}S-DL-cysteine, methionine and sodium sulphate.* J. Endocrin. 20: 9—23.

SMIECHOWSKA, B. 1964. *Histochemical studies of the hypothalamus in white rats during ontogenesis.* Folia Morph. 23: 227—56.

SMOLLER, C. G. 1966. *Ultrastructural studies on the developing neurohypophysis of the pacific treefrog Hyla regilla.* Gen. comp. Endocrinology 7: 44—73.

STEINER, D. F. et AL. 1967. *Insulin Biosynthesis: Evidence for a precursor.* Science 157: 697—700.

STERBA, G. C. PFISTER, W. NAUMANN. 1965. *Über den Beginn der Neurosekretion des Subcommissuralorgans bei Neunaugenembryonen.* Z. mikr.-anat. Forsch. 74: 33—38.

STÜRMER, E., B. BERDE. 1963. *A pharmacological comparison between synthetic bradykinin and synthetic kallidin.* J. Pharmacol. exp. Therap. 139: 38—41.

SUGITA, N. 1918. *Comparative studies on the growth of cerebral cortex.* J. comp. Neurol. 29: 119-62.

TAKABATAKE, Y., H. SACHS. 1964. *Vasopressin biosynthesis. III. in vitro studies.* Endocrinology 75: 934—42.

THOMAS, P. J., M. GINSBURG. 1966. *Inhibition by L-cystine of 8-lysine-vasopressin binding by porcine neurophysin.* Biochem. J. 100: 9.

THORN, N. A. 1966. *In vitro studies of the release mechanism for vasopressin in rats.* Acta endocrin. Kbh. 53: 644—54.

TISSARI, A. 1966. *5-Hydroxytryptamine, 5-Hydroxytryptophan decarboxylase and monoaminoxidase during foetal and postnatal development in the guinea-pig.* Acta physiol. scand. 67, Suppl. 265.

VAN DER ZYPEN. 1965. *Über zeitliche Entstehung und örtliche Verteilung "Gomori-Positiver" Substanz im Zwischenhirn-Neurohypophysensystem bei Katze und Hund.* Acta anat. 60: 551—607.

VAN DYKE, H. B., K. ADAMSONS jr., S. L. ENGEL. 1955. *Aspects of the biochemistry and physiology of neurohypophysial hormones.* Recent Progr. Hormone Res. 11: 1—35.

— S. L. ENGEL, K. ADAMSONS. 1956. *Comparison of pharmacological effects of lysine and arginine vasopressins.* Proc. Soc. exp. Biol. Med. 91: 484—86.

VIGNEAUD, V. DU et AL. 1953. *The synthesis of an octapeptide amide with the hormonal activity of oxytocin.* J. amer. chem. Soc. 75: 4879—80.

— D. T. GISH, P. G. KATSOYAMNIS. 1954. *A synthetic preparation possessing biological properties associated with arginine-vasopressin.* J. amer. chem. Soc. 76: 4751—52.

VITUMS, A. et AL. 1966. *Hypophysial portalsystem in Zonotrichia leucophrys gambelii.* Z. Zellforsch. 73: 335—66.

VOGT, M. 1953. *Vasopressor, antidiuretic and oxytocic activities of extracts of the dog's hypothalamus.* Brit. J. Pharmacol. 8: 193—96.

VON SCHLICHTEGROLL, A. 1954. *Vasopressorische und oxytocische Wirkung in Hypothalamus- und Hypophysenhinterlappenextrakten.* Naturwissenschaften 41: 188—89.

WEBER, W. 1965. *Entwicklung und Funktion des neurosekretorischen Systems von Salamandra salamandra.* Z. Zellforsch. 66: 35—65.

— H. BACHMANN. 1964. *Zur Entwicklung und Funktion des Zwischenhirn-Hypophysen-Systems bei Columba Livia dom.* Naturwissenschaften 51: 321.

WINGSTRAND, K. G. 1953. *Neurosecretion and antidiuretic activity in chick embryos with remarks on the subcommissural organ.* Ark. Zool. 6: 41—67.

WIRZ, K. 1954. *Ontogenese und Cerebralisation bei Eutherien.* Acta anat. 20: 318—29.

WOZNIAK, W., B. OTULAKOWSKI. 1966. *Neurosecretion in the hypothalamus of human fetuses.* Acta Physiol. Pol. 17: 611—17.

WURSTER, D. H., K. BERNIRSCHKE. 1964. *Development of the hypothalamo-hypophysial neurosecretory system in the foetal armadillo (Dasypus novemcinctus) with notes on rabbit, cat and dog.* Gen. comp. Endocrinology 4: 433—441.

ZAMBRANO, D., E. DE ROBERTIS. 1966 a. *The secretory cycle of supraoptic neurons in the rat.* Z. Zellforsch. 73: 414—31.

— E. DE ROBERTIS. 1966 b. *Intracisternal filamentous material in neurosecretory cells of the supraoptic nucleus.* Anat. Rec. 154: 446.

Tome 76, n° 21 — juin 1969

The Regeneration Gradients and the Effects of Budding, Feeding, Actinomycin and RNase on Reconstitution in *Hydra attenuata* Pall

by

Gabriele KASS-SIMON
Department of Zoology, University of Zurich

With 8 Figures and 12 Tables

CONTENTS

I. General Introduction 566

II. Materials and Methods 567

(a) Experimental Procedures 567
(b) Evaluation Procedures 569

III. The Problem of a Regeneration Gradient 570

(a) Introduction 570
(b) Material and Methods 571
(c) Results 571
(d) Discussion 577

IV. Hydranth Regeneration in Budding Animals 580

(a) Introduction 580
(b) Materials and Methods 581
(c) Results 582
(d) Discussion 585

V. Feeding and Regeneration 586
(a) Introduction 586
(b) Materials and Methods 587
(c) Results 587
(d) Discussion 590

VI. The Effect of Actinomycin C and RNase on Basal Plate and Hydranth Regeneration 591
(a) Introduction 591
(b) Material and Methods 591
(c) Results 592
(d) Discussion 595

VII. General Discussion 596

Summary 596
Résumé 597
Zusammenfassung 597
Bibliography 598

Acknowledgement

I wish to thank Professor Pierre Tardent for his advice and good counsel. I also wish to thank Mr. Hans-Ruedi Wildermuth for executing the diagrams.

I. GENERAL INTRODUCTION

Hydra's morphological polarity has led to a number of theories concerning biological gradients in the animal. The term ‚gradient' has taken on a number of meanings and been variously defined. Goetsch (1925, 1929), Burt (1925, 1934), Tardent (1954, 1960), Burnett (1960, 1961) have used the term with respect to the ability or tendency of a given axial region to regenerate either a hydranth or a basal plate. Burt (1934) gives some experimental evidence for such a gradient and depicts two complementary linear gradients for basal plate and hydranth regeneration. (ibid. p. 81)

Child (1941, 1947, 1948) and his followers (Child and Hyman, 1919) speak of metabolic gradients on the basis of experiments demonstrating axial differences in susceptibility to certain toxins.

A third meaning for the term is given by Tardent (1952) who has demonstrated a steady axial decline in the number of interstitial cells along the axis of *Hydra*

viridissima Pall. With KANAJEW (1926), BRIEN (1953), and others he emphasizes the importance of these cells in hydroid regeneration and tissue repair.

Variously a synthesis of two or all of the referents has been offered. TARDENT (1960) suggests that Goetsch's two regeneration gradients be referred to " a single quantitative principle " and that, as in tubularia a " distal dominant center may well inhibit regenerates of another organ ". (TARDENT, 1960, p. 39). He further points to the coincidence of the morphological and metabolic gradients with the interstitial cell distribution.

Enlarging upon the notion of an inhibitor, BURNETT (1960, 1961a and 1961b) has proposed that regions of high metabolism exude a growth inhibiting factor (as well as a growth stimulating factor), which prevents the formation of another hydranth in its immediate vicinity. The maintenance of hydra's form and the site of the budding region are attributed to these two factors.

Since a regeneration gradient has not been clearly established, the first section of this paper offers data toward an empirical definition of that term for *Hydra attenuata.*

The second section is concerned with the relation between budding and regeneration. GOETSCH (1929), LENHOFF (1954) and BURNETT (1961) have found that regeneration in budding animals is interfered with. Both Burnett and Lenhoff term this interference " inhibition ". BURNETT (1961b) postulates an inhibitory substance diffusing from the bud which prevents hydranth regeneration until the bud is separated from its parent. This idea results in certain implications regarding the regeneration performance of a budding animal which will be discussed here.

The third section deals with feeding and regeneration. Aside from scattered statements by KOELITZ (1911), GOETSCH (1929), EAKIN (1961) and others saying that the regeneration rate decreases with deprivation, little is known of the effect of food quantity on the regeneration performance.

Finally, experiments concerning the effect of Actinomycin C and RNase on regenerating halves of hydra are given with a view to obtaining initial information concerning the role of RNA in hydranth and basal plate regeneration.

II. MATERIALS AND METHODS

(a) EXPERIMENTAL PROCEDURES

All experiments were carried out on animals from laboratory clones of *Hydra attenuata* Pall. cultured since 1962 (TARDENT, 1966). The clones were kept at room temperature (21°C.—23°C.) in Stendor dishes containing well water and fed two to three pipets of plankton daily. Water was changed prior to each feeding.

The experiments themselves were performed on " standard " animals derived in the following manner: Asexual animals bearing well-developed buds were removed from their clones and placed in individual bowls 2 cm. deep and 5 cm. in diameter, together with three or four *Daphnia* and/or *Cyclops* (hereafter referred to as *units of food*). The *Daphnia* and *Cyclops* were obtained from the local pet shop. After a 24 hour period, the detached buds were removed and in turn placed in individual bowls, together with one unit of food each. Cutting took place 24 hours

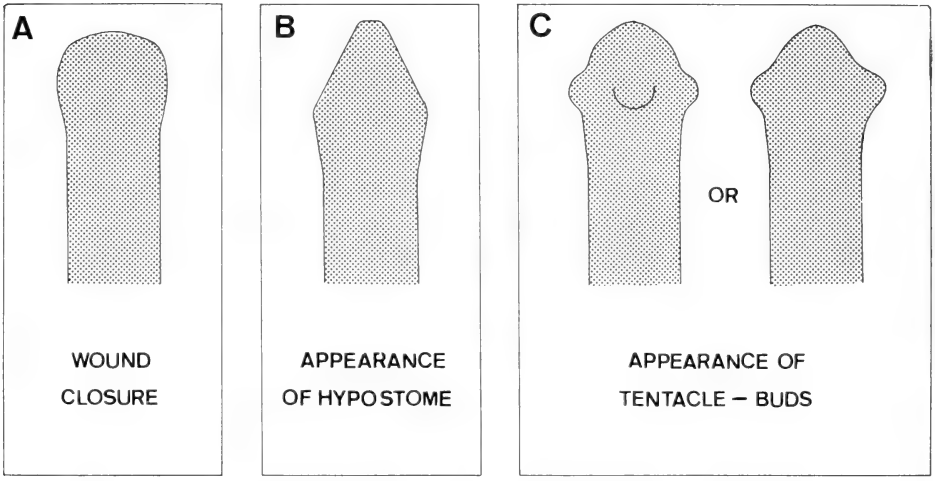


FIG. 1.

Early stages in hydranth regeneration. Regeneration considered as having begun at stage C.

after feeding; the consumption of food being checked prior to operation. No food was given thereafter. Protocol was made every eight hours during the first 48 hours after cutting; after which it was taken every 24 hours for another three days.

Paraffin-filled acetabula served as operating dishes. Millimeter graph paper shallowly embedded in the paraffin permitted the animals to be measured during cutting. Animals were transected with a scalpel (No. 11 blade) and viewed through a stereo-microscope during transection.

Although points of section vary according to the experiment, they are confined to the following sites along the axis of the animal: Measuring upwards from the basal plate, at Just Above the Basal Plate (JAB), at 10% of the animal's total length, at 25% at 50% at 75% and Just Below the Tentacle Ring (JBT). (Because the variance in length is great, no absolute measurement is possible for hydra.) The sites are depicted in Figures 2 and 5. Animals are cut only once and the part to be regenerated discarded; the resulting difference in the sizes of the regenerating pieces do not appear to have an effect, in themselves, on the regeneration per-

formance, as may be seen from the data. (Compare Tables 1, 2, 3, 4, 5 and 6 and Figures 2, 3, 4, 5, and 6.)

Regenerating animals were kept at room temperature (21°C.—23°C.). Experiments were performed continuously throughout the year, with the exception of the month of July.

An animal is considered as having begun to regenerate a hydranth when one or more tentacle buds are apparent under a 24 fold magnification. See Figure 1. A basal plate is considered as having been regenerated when the animal is observed able to stick to the glass surface of the bowl.

(b) Evaluation Procedures

Where applicable, regeneration performance was evaluated according to the following criteria, arbitrarily selected as measurable expressions of speed and size of the regenerate:

1. *The time of tentacle regeneration* (TDT): The time needed, after cutting, for the *onset* of hydranth regeneration (as defined above).

2. *The time of basal plate differentiation* (BDT): The time needed, after cutting, for the *complete* regeneration of a basal plate (as defined above).

3. *The initial tentacle number* (ITN): The number of tentacles observed in the first protocol period. This does not refer to the number of tentacles initially laid down, which because of the method of protocoling was not necessarily observed.

4. *The final number of tentacles* (FTN): The number of tentacles observed in the last period of protocol. This refers only to the number of tentacles observed 120 hours after cutting and not to the final number regenerated, which because of the method of protocoling was not necessarily observed. (The mean number of tentacles for 17 standard animals from mothers selected at random from the four laboratory clones was 5.87 ± 0.5.)

5. *The final tentacle number minus the initial tentacle number* (FTN-ITN): The difference between the final tentacle count and the initial tentacle count shows whether there are axial differences in the increase in tentacle number.

6. *The tentacle regeneration factor* (TRF): The factor is defined as =

$$\sum_{n=1} \left[\frac{t}{\Sigma u} \right] \times 100$$

where t is the number of new tentacles formed in a given unit of time, u. It ranks animals regenerating a larger number of tentacles in early protocol periods higher and reflects the consideration that an animal regenerating a tentacle in the first unit of any given regeneration period is thought to be faster than one

regenerating one in a later period. In addition, since u is equivalent to 24 hours, the handicap suffered by 25% and 10% levels in FTN and FTN-ITN evaluation is to some extent mitigated.

It is clear that these factors are merely measures of the regeneration phenomenon and in no way refer to possible physiological mechanisms not here investigated. The data was subjected to one of the following statistical tests: " The analysis of Variance " (F-Test), the " ‚Students' t-test' " and the X^2 test (HENRYSSON, et al. 1960, MORONEY, 1962; WALLIS and ROBERTS, 1956) and the results are given in terms of F, t or X^2, accordingly. Except in 2 experiments (see Sections IV & V), each clone was treated as a separate population, since all 4 clones were not of the same sex and the effect of ‚male' or ‚femaleness' on regeneration has not yet been fully clarified.

III. THE PROBLEM OF A REGENERATION GRADIENT

(a) INTRODUCTION

The presumed regeneration gradient has long been attributed to concomittant gradients of one sort or another. It has been thought to result from a hierarchy of structure wherein more distal parts manifest (a) a higher rate of metabolism (CHILD, 1941, 1947, 1948; WEIMER, 1932, 1934), (b) a greater number of interstitial cells (TARDENT, 1952, 1954), or (c) an inhibitor-producing structure (BURNETT, 1961a, 1961b).

Now the notion of a gradient supposed to effect regeneration, regardless of whether it is attributed to metabolic, cytologic or inhibitory dominance, implies that along the axis of the hydra, any two adjacent regions stand in ranked relation to one another with respect to the speed of hydranth and/or basal plate regeneration, if the decline in the gradient is steady. Further, the notion of a diffusing substance solely responsible for an assumed regeneration gradient as postulated by BURNETT (1960, 1961a, 1961b) and TARDENT (1960) implies that, other things being equal, and in the absence of the inhibitor-producing structure, all axial levels of hydra would have the same ability of regenerating that structure.

In order to investigate these implications, the following experiments were performed:

First, the speeds of hydranth and basal plate regeneration at various axial levels were determined and are given below as the Time of Tentacle Differentiation (TDT), and the Time of Basal Plate Differentiation (BDT). Secondly, the regeneration performance at the various axial levels was determined by a consideration of the final number of tentacles regenerated in a given period of time (FTN), by the

number of tentacles initially observed (ITN), and the increase in tentacle number, i.e. the difference between the two (FTN-ITN) and by a tentacle regeneration factor (TRF). (See pages 569 and 570).

(b) Material and Methods

Standard animals, as defined in Section II, were transected at Just Below the Tentacle Ring (JBT), 75%, 50%, 25%, and 10% levels for hydranth regeneration and judged according to the given criteria. In addition, animals were sectioned at Just Above the Basal Plate for basal plate regeneration. When fewer than 5 animals regenerated at a given level, that level is omitted from the statistics.

(c) Results

1. *Time of Tentacle Differentiation* (TDT)

The data are given in Table 1, and since no significant difference was found among the four clones at any given level, the means of the weighted four clone

Table 1.

TDT (Time of Tentacle Differentiation). Mean time in hours of the first appearance of tentacles after transection at the various axial levels in each of four clones of standard animals. Values omitted from statistical consideration are in brackets. JBT=Just Below Tentacles. N=Number of Animals Regenerated/*Number of Animals Operated. Values are for regenerates only.*

	Clone 7a ♀	Clone 6 ♀	Clone 18 ♂	Clone 3a ♀
JBT	28.80 ± 5.68	30.79 ± 5.13	29.60 ± 3.86	27.70 ± 6.90
N=	25/25	13/13	10/10	15/15
75%	33.42 ± 10.24	38.48 ± 5.15	36.00 ± 4.18	34.00 ± 6.93
N=	21/21	16/16	12/12	12/12
50%	32.40 ± 3.98	36.23 ± 4.98	34.00 ± 4.62	32.00 ± 4.82
N=	21/21	17/17	16/16	12/12
25%	42.29 ± 4.70	47.00 ± 3.25	55.20 ± 5.40	40.00 ± 0.00
N=	20/20	9/11	10/11	8/10
10%	(84.00 ± 4.60)	48.00 ± 4.13	52.80 ± 8.00	92.00 ± 17.20
N=	3/10	7/10	5/10	5/10

means are depicted in Figure 2. (See also Figure 6.) It will be noted that five of the 49 animals cut at the 25% level, which lies approximately at the juncture of

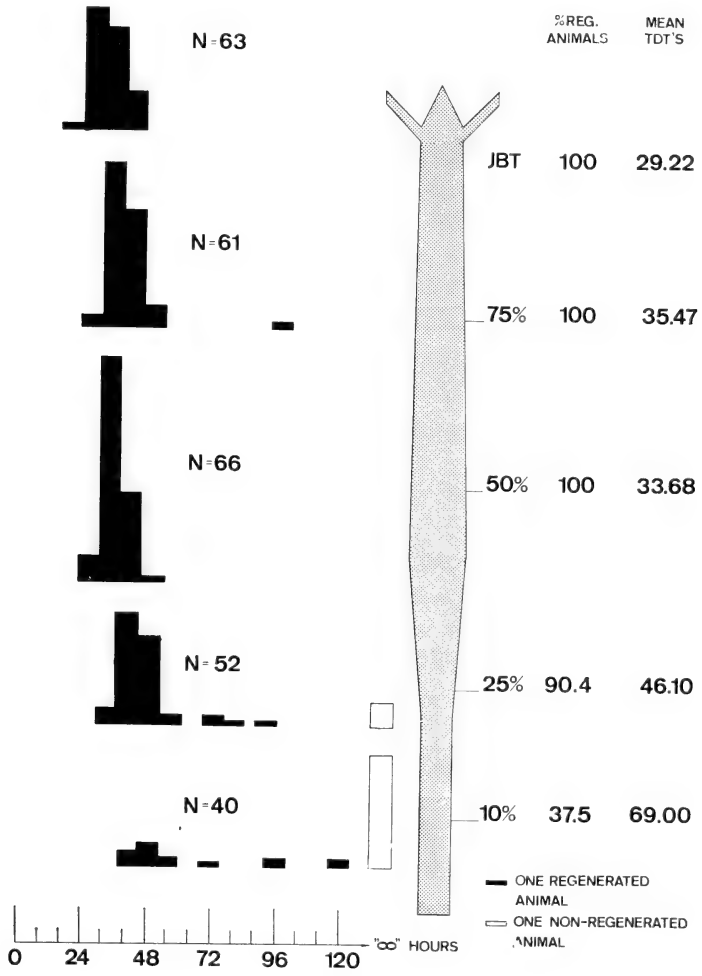


FIG. 2.

Time of Tentacle Differentiation at Various Axial Levels. The times (in hours) at which tentacles first appeared on "standard" animals transected at the given axial levels. The data taken from table 1 represents a pooling of the values from the four clones at each level. (TDT=Tentacle Differentiation Time. JBT=Just Below Tentacles).

peduncle and gastric region, failed to regenerate in the allotted time, while at the 10% level, well within the peduncle, 26 out of 41 animals did not regenerate. A significant difference for each of the clones in the mean TDT's exists when the upper four levels are compared: $F=21.7$, $p < 0.001$ (Clone 7a ♀), $F=32.0$,

$p < 0.001$ (Clone 6 ♀), $F=7.1$, $p < 0.001$ (Clone 18 ♂), $F=4.95$, $p < 0.01$ (Clone 3a ♀). As explained on page 5 for statistical treatment, the data from the four clones is not pooled, since the effect of sex on regeneration has not been fully clarified. The differences are not linear and are due to differences between JBT and 75% and again between 50% and 25%. Animals cut at 50% appear to regenerate somewhat earlier than those cut at 75% but the difference is obviously not significant.

2. *Final Tentacle Number* (FTN)

The data are given in Table 2 and since no significant difference was found among the four clones at any given level the means of the weighted four clone means are pooled and depicted in Figure 3. The differences within Clones 7a ♀ and 3a ♀ are probably significant: $F=3.7$ and 3.2, respectively, $p < 0.05$, while the difference for clone 18 ♂ is significant at the 1% level of significance ($F=5.7$). Significance could not be demonstrated for the differences in the remaining clone. From the data in Table 2, it is clear that no differences exist between JBT, 75% and 50% levels, and that the real difference is between the FTN's of the 25% level with respect to those of the 50% level and above.

TABLE 2.

FTN (Final Tentacle Number). Mean number of tentacles regenerated 120 hours after transection at the various axial levels in each of four clones of standard animals. Values omitted from statistical consideration are in brackets. JBT=Just Below Tentacles. N=Number of Regenerated Animals.

	Clone 7a ♀	Clone 6 ♀	Clone 18 ♂	Clone 3a ♀
JBT	5.37 ± 0.64	4.46 ± 0.52	5.00 ± 0.63	4.54 ± 0.43
N=	24	13	10	14
75%	5.16 ± 0.69	4.06 ± 0.69	4.33 ± 1.09	5.00 ± 0.79
N=	18	16	12	10
50%	5.24 ± 1.14	4.15 ± 0.62	4.33 ± 0.87	5.00 ± 0.67
N=	21	13	12	12
25%	3.50 ± 0.89	3.40 ± 0.92	2.40 ± 0.63	3.50 ± 0.63
N=	16	10	10	8
10%	(1.66 ± 1.14)	3.14 ± 0.59	(2.75 ± 0.86)	(2.50 ± 0.50)
N=	3	7	4	4

3. *Initial Tentacle Number* (ITN)

The data are given in Table 3 and the mean ITN's of the four weighted clone means depicted in Figure 3. Again, in each clone no significant difference was found at each of the given levels. If the mean ITN's at JBT are compared within each clone with the ITN's at the other four levels, it will be noted that they are

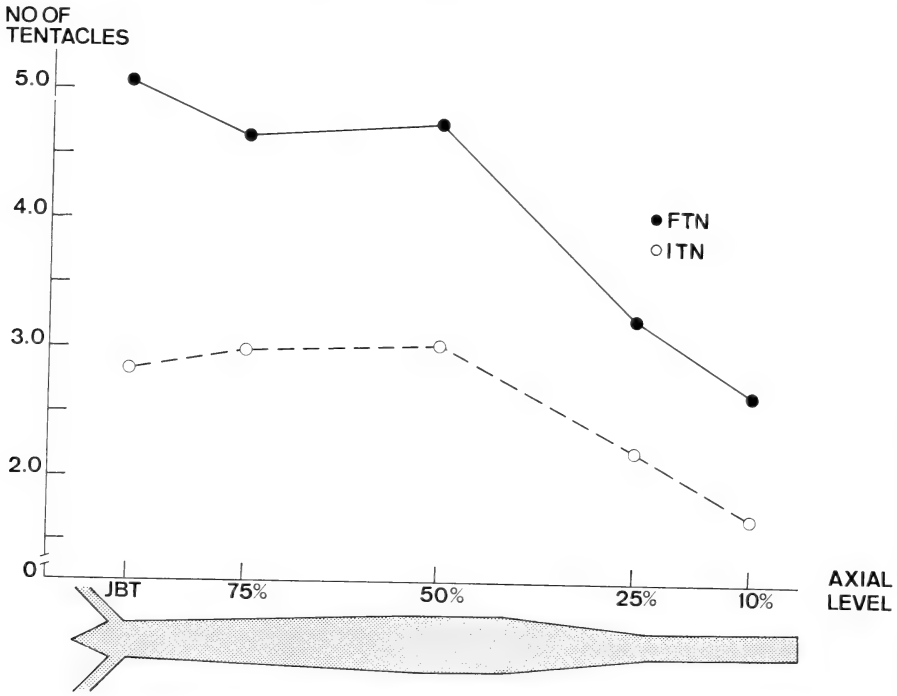


FIG. 3.

Final and initial tentacle number regenerated at various axial levels. The means of the weighted mean number of tentacles counted in four clones at the given axial levels 120 hours (FTN) after transection and at the first protocol period at which tentacles appeared (ITN). (FTN=Final Tentacle Number, ITN=Initial Tentacle Number, JBT=Just Below Tentacles. The connecting lines are intended only to show that the declines are not steady).

not consistently either higher or lower than those of the other levels. This is not true for mean TDT's and hence neither a positive nor negative correlation can be postulated. Further, no steadily declining gradient appears to exist for this parameter of the regeneration performance.

4. *The difference between Final and Initial Tentacle Numbers* (FTN—ITN)

The data are given in Table 4. For three of the four clones, no significant difference was found between 25%, 50%, 75% and JBT's, in a comparison of all

TABLE 3.

ITN (Initial Tentacle Number). Mean number of tentacles initially observed in each of four clones of standard animals at the various axial levels. Values omitted from statistical regeneration are in brackets. N=Number of Regenerated *Animals. JBT=Just Below Tentacles.*

	Clone 7a ♀	Clone 6 ♀	Clone 18 ♂	Clone 3a ♀
JBT	2.96 ± 1.06	2.54 ± 0.91	3.20 ± 0.92	2.93 ± 0.98
N=	24	13	10	14
75%	3.28 ± 1.50	3.13 ± 1.17	2.58 ± 1.08	2.70 ± 0.55
N=	18	16	12	10
50%	3.28 ± 0.79	2.50 ± 1.26	3.00 ± 0.48	3.08 ± 0.77
N=	21	13	13	12
25%	2.33 ± 1.13	2.12 ± 0.88	2.00 ± 1.16	2.63 ± 0.64
N=	15	8	10	8
10%	(1.00 ± 0.00)	2.12 ± 0.64	(2.00 ± 0.82)	(2.33 ± 0.56)
N=	3	8	4	3

four levels; the difference for Clone 18 ♂ is significant at the 1% level ($F < 4.5$) and is apparently due to the extremely low value at the 25% level. By-and-large, the values at the 25% level appear lower than those of the upper levels. A pooling of the data gives the following weighted means: JBT: 2.05; 75%: 1.72; 50%: 1.66; 25%: 1.03; 10%: 0.70. These figures appear to reflect something of a linear decline.

However, at this point, attention must be called to the manner in which the FTN—ITN value is established. The following also holds true for FTN evaluations. Since regeneration at the 25% level begins some 20 hours later than that of JBT and some 10 to 12 hours later than at the 50% and 75% levels, this value may be artificially low. Further, both 75% and 50% levels have something like an 8 hour disadvantage with respect to JBT; this last however, probably does not alter the significance of the results at these levels since at these levels tentacle increase occurs primarily in the first periods of protocol.

5. *The Tentacle Regeneration Factor* (TRF)

In comparing the results which are given in Table 5, TRF's of zero are omitted since they obviously have no meaning in considerations of speed of

TABLE 4.

FTN—ITN (Final Tentacle Number minus Initial Tentacle Number). Mean differences between number of tentacles at final and initial tentacle counts in each of four clones of standard animals at the various axial levels. Values omitted from statistical consideration are in brackets. JBT=Just Below Tentacles. N=Number of Regenerated Animals.

	Clone 7a ♀	Clone 6 ♀	Clone 18 ♂	Clone 3a ♀
JBT	2.54 ± 1.35	1.92 ± 1.04	1.80 ± 1.15	2.00 ± 0.88
N=	24	13	10	14
75%	1.89 ± 1.66	0.94 ± 1.21	1.92 ± 1.35	2.30 ± 1.88
N=	18	16	12	10
50%	1.95 ± 1.76	1.38 ± 1.61	1.23 ± 0.95	1.92 ± 1.14
N=	21	13	13	12
25%	1.21 ± 1.16	1.50 ± 1.00	0.40 ± 0.68	0.86 ± 0.83
N=	15	8	10	8
10%	(0.66 ± 0.06)	1.40 ± 1.25	(0.25 ± 0.05)	(0.50 ± 1.00)
N=	3	7	4	4

tentacle increase. Further, these data are already included in the FTN—ITN evaluation, where absolute increase in tentacle number is considered. For each clone, none of the differences among the four levels proved to be significant. The data are pooled and the weighted means shown in Figure 4 and it is evident that no steadily declining gradient exists for this factor.

6. *Time of Basal Plate Differentiation* (BDT)

The data are given in Table 6 and summarized in Figure 5. (See also Figure 6.) A comparison of all six levels in each clone reveals a difference significant at 0.1% level (Clone 7a ♀: F=30.8; Clone 6 ♀: F=5.17; Clone 18 ♂: F=61.8; Clone 3a ♀: 437). However, when JAB and JBT were omitted from statistical analysis and only 75%, 50%, 25% and 10% levels were compared, no significant difference was found in three clones and only a significance at 5% found for Clone 7a ♀ (F=9.8). This difference, however, is not to be weighted too heavily, in view of the data from the other clones. In any case, a clear-cut gradient was not demonstrable as can be seen from Figure 5. The number of animals failing to regenerate at JBT in the allotted time is significantly higher than those of any of the other four levels.

TABLE 5.

TRF (Tentacle Regeneration Factor). Mean values for the Tentacle Regeneration Factor (TRF > 0) at the various axial levels in each of four clones of standard animals. Values omitted from statistical consideration are in brackets. JBT=Just Below Tentacles. N=Number of Regenerated Animals for which the TRF > 0/Number of Regenerated Animals.

	Clone 7a ♀	Clone 6 ♀	Clone 18 ♂	Clone 3a ♀
JBT	208 ± 127	206 ± 82	154 ± 84	183 ± 69
N=	21/25	10/13	9/10	13/15
75%	229 ± 139	188 ± 70	193 ± 84	194 ± 82
N=	13/21	6/16	9/12	9/12
50%	203 ± 113	262 ± 84	140 ± 71	247 ± 48
N=	16/21	7/17	9/16	8/12
25%	175 ± 88	192 ± 58	(78 ± 17)	137 ± 44
N=	10/20	6/9	3/10	5/8
10%	—	137 ± 100	(133 ± 6)	(200)
N=	0/3	5/7	3/5	1/5

(d) DISCUSSION [1]

From the foregoing it may be concluded that (1) there are, in the absence of presumed inhibiting structures, inherent differences in the regeneration performance of the given axial regions, (a conclusion also reached by BURT (1934) for *Pelmatohydra ;*) but that (2) these levels do not stand in ranked relation to one another in a linear or steadily declining gradient; Thus, JBT regenerates hydranths faster than either the 75% or the 50% level but both 75% and 50% regenerate at about the same time. Also the final number of tentacles regenerated by the levels in the

[1] MOOKERJEE and SINHA (1967, *Roux' Arch. f. Entwick.mech.* 158: 331-340, System of Stability and Lability in Hydra). cite evidence that basal plate and hypostomal tissue appear to be mutually incompatable: grafts of basal plate in the vicinity of the hypostome are rejected, while tentacles implanted into basal plate regions fail to induce complete hydranths. A system of two equipotential tendencies is postulated in accordance with the classical theories of determination given above: The two unipotential tendencies merge into a bipotential midregion representing a mutual competition between the two fields of determination. Once again, inhibitor substances are invoked to explain the transition from the " original equipotential system into two distalo-proximal determinations " (p. 338).

upper stalk are not significantly different from each other but each is significantly greater than the number regenerated at the 25% level. The time at which basal plates regenerate appears not to be significantly different in the regions encompassing 75%, 50%, 25% and 10% levels. The difference occurs only when the rate at each end of the hydra is considered with respect to the rates in the middle

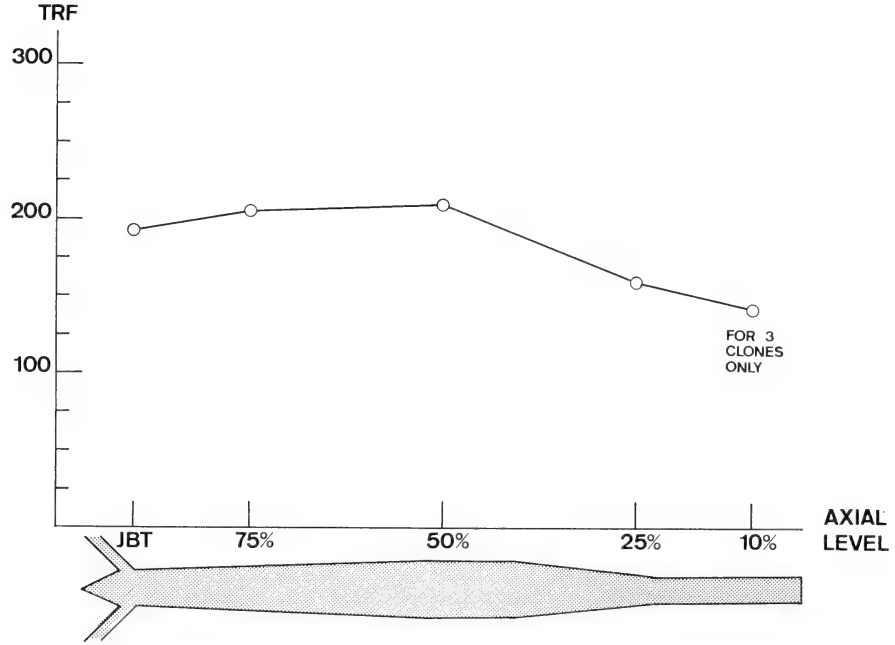


FIG. 4.

Tentacle regeneration factor at various axial levels. The mean TRF's of the weighted four clone means at the given axial levels. (TRF=Tentacle Regeneration Factor, JBT=Just Below Tentacles. The connecting line is intended only to show that the decline is not steady).

body sections. And that (3) basal plate and hydranth regeneration are not to be considered mirror images of one another, reflecting opposite alternatives to a single process manifesting itself in a single regeneration gradient. (See Figure 6). (This last statement will be further substantiated in Section VI of this paper). And it is clear that whatever processes are involved and whatever mechanisms are responsible for these axial differences, the differences are not sufficiently explained by concepts either of a diffusing inhibiting substance or of adjacent dominance, if each concept is taken strictly as postulated.

[2] In a recently published paper, MOOKERJEE and BHATTACHARJEE (1967, Roux' Arch .f. Entwick.mech. 158: 301-314, " Regeneration Time at the Different Levels of Hydra "). report a series of experiments with *Hydra vulgaris* similar to those given above concerning the times of basal plate and tentacle differentiation. In the presence of basal plate and hypostome, essentially

TABLE 6.

BDT (Time of Basal Plate Differentiation). Mean time in hours of the first appearance of functional basal plates after transection in each of four clones of standard animals at the various axial levels. Values omitted from statistical consideration are in brackets. JBT=Just Below Tentacles. JAB=Just Above Basal Plate. N=Number of Animals Regenerated/*Number of Animals Operated. Values are for regenerates only.*

	Clone 7a ♀	Clone 6 ♀	Clone 18 ♂	Clone 3a ♀
JBT	(80.00 ± 16.00)	(120.00)	(96.00 ± 5.12)	—
N=	3/7	1/7	4/8	0/8
75%	49.14 ± 11.68	46.00 ± 8.24	43.00 ± 12.80	41.00 ± 5.12
N=	7/8	8/8	8/8	8/8
50%	43.44 ± 7.09	46.54 ± 11.44	43.44 ± 4.24	36.00 ± 4.25
N=	7/7	11/11	7/7	8/8
25%	36.86 ± 7.20	39.00 ± 7.59	41.32 ± 3.26	42.28 ± 4.67
N=	7/7	8/8	6/6	7/8
10%	32.00 ± 10.16	40.00 ± 6.05	44.57 ± 12.00	37.00 ± 9.44
N=	6/6	8/8	7/7	8/8
JAB	24.00 ± 6.92	28.57 ± 7.84	25.99 ± 7.61	26.00 ± 10.24
N=	8/8	7/7	7/7	8/8

linear curves are described for hypostome and basal plate regeneration, respectively. It is to be noted, however, that only three levels for each type of regeneration are compared. The intervals between the three levels are not specifically defined, but do appear to be greater than those given in this paper, thus precluding comparison.

In another series of noteworthy experiments cited in the same paper, the authors find that basal plate and hypostome regeneration times are differentially affected by the presence or absence of hypostome and basal plate respectively. In brief, they find that the absence of hypostome flattens out the time-of-basal-plate-regeneration curve by causing an *acceleration* of basal plate regeneration at the two transection points farthest from the hypostome, at the same time causing a *delay* in regeneration at the transection point nearest the hypostome. In the absence of a basal plate, hypostome regeneration at each of the farthest transection points is delayed, while the nearest point to the site of the basal plate is unaffected; the linear nature of the hypostome regeneration curve, therefore, remains essentially unaltered. The authors interpret these findings to mean that basal plate and hypostome are to some extent mutually inhibitory but do not offer an explanation for the acceleration of basal plate regeneration when the transection point is close to a hypostome. In agreement with those referred to above, MOOKERJEE and BHATTACHARJEE subscribe to a theory of inhibitor and stimulator substances emanating from a physiological center of activity in the hypostome, although their very interesting findings would appear to indicate that the control and determination of regeneration must rest on a complexity of interacting factors.

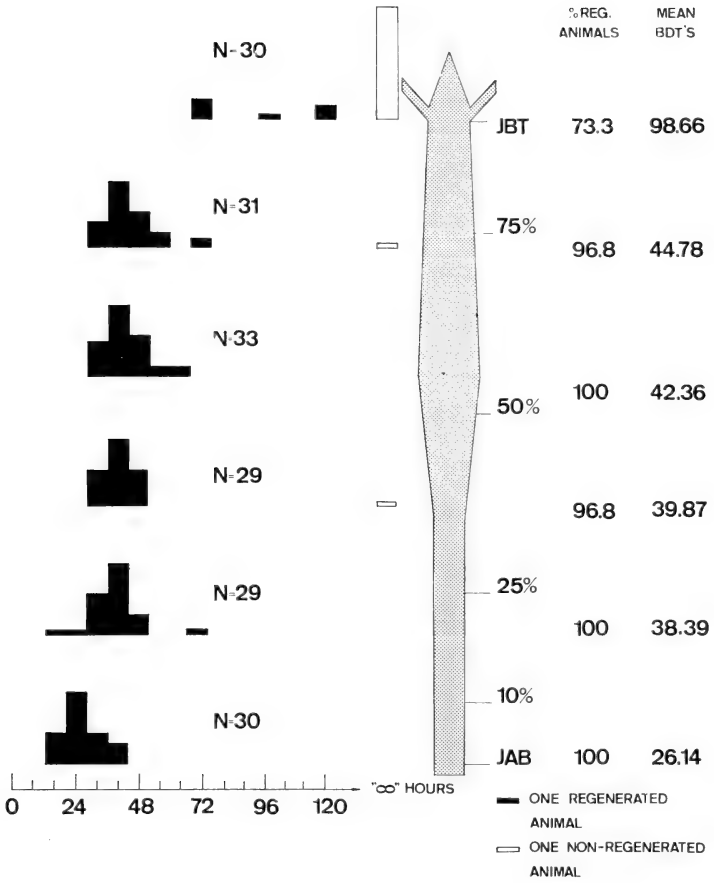


FIG. 5.

Basal Plate Differentiation Time at Various Axial Levels. The times (in hours) at which basal plates were completely regenerated. (BDT = Basal Plate Differentiation Time. The data from table 6 is pooled for each axial level. JBT = Just Below Tentacles. JAB = Just Above Basal Plate).

IV. HYDRANTH REGENERATION IN BUDDING ANIMALS

(a) INTRODUCTION

The presence of a bud has been variously considered to inhibit, either directly (BURNETT, 1961 b) or by competition (GOETSCH, 1929) the regeneration of a hydranth by the mother animal. On the one hand, the notion of a diffusing inhibitor implies that its effect is inversely proportional to the distance between the site of its production and that of its effect. On the other, the notion of competi-

tion similarly implies that at the time of budding, a given amount of material exists in the mother animal which is insufficient to fully support another morphogenetic occurrence, and that consequently these occurrences would in some way be either deficient or slower. The following experiments were performed in order to investigate the effect of the presence of a bud on hydranth regeneration at various axial levels.

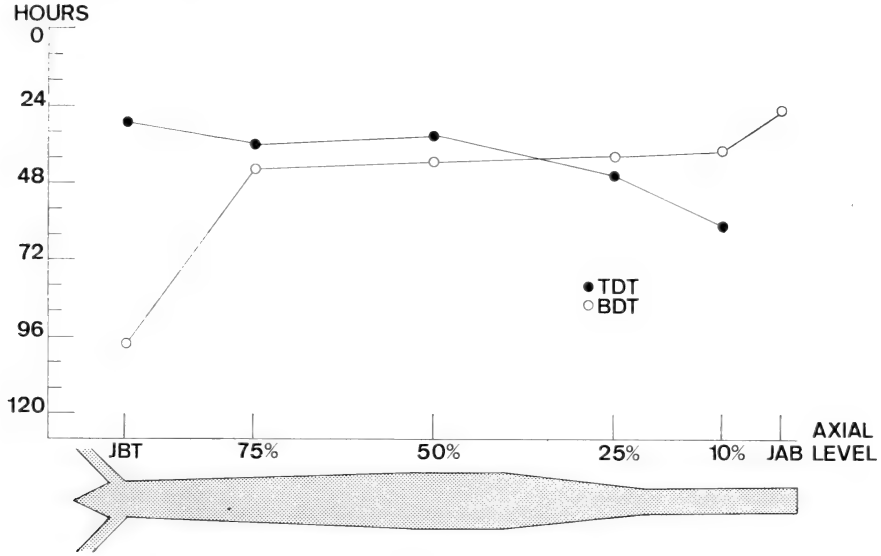


FIG. 6.

Basal plate and tentacle differentiation times. The mean BDT's and TDT's of the weighted four clone means at the given axial levels. (BDT = Basal Plate Differentiation Time, TDT = Tentacle Differentiation Time, JBT = Just Below Tentacles, JAB = Just Above Basal Plate. The connecting lines are intended only to show that the declines are not steady).

(b) MATERIALS AND METHODS

1. *Regeneration at the various levels of budding and non-budding "Standard" animals*

Occasionally, if by chance the mothers of standard animals (see page 568) have been very well fed, the standard animals make buds in the 24 hours during the time between their detachment from their parent animals and the time of cutting. Because this occurrence is irregular and since no difference in the regeneration performance was found among the four clones (see preceding section) at any of the given levels, the controls for this experiment are considered those standard animals in a given experiment which did not produce buds and the data of all controls and of all budding animals are respectively pooled for statistical consideration. Standard budding and non-budding animals, then, were cut at JBT, at 75%

and at 50% of their total length and the Time of Tentacle Differentiation (TDT), the Final Tentacle Number (FTN), the Initial Tentacle Number (ITN), the difference between the two (FTN—ITN), and the Tentacle Regeneration Factor (TRF), as defined in Section II, compared.

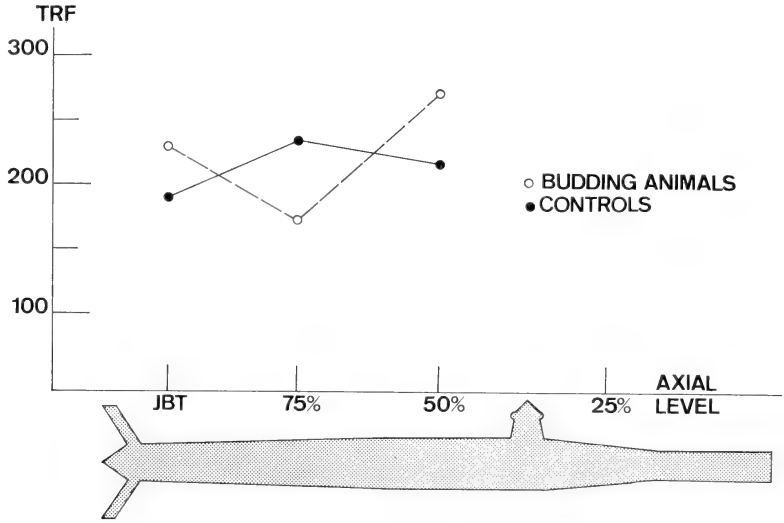


FIG. 7.

Mean TRF's for non-budding and budding week-old animals at three axial levels. The values for budding animals differ significantly from one another. Those for non-budding animals do not. The difference at each level between budding and non-budding animals is not significant. (TRF=Tentacle Regeneration Factor, JBT=Just Below Tentacles. The connecting lines are intended only to show that the declines are not steady).

2. *Comparison of week-old budding and non-budding animals cut at 50%*

In a second experiment week-old budding and non-budding animals from clone 3a ♀ were fed 6 units of food each three days after separation from their parent animals and transected at 50% of their total length. Their regeneration performance was evaluated as above.

All buds were in early or middle stages of development, as defined in Section IV.d. (p. 585).

(c) RESULTS

1. *Regeneration at various levels of budding and non-budding "Standard" animals*

The data are given in Table 7 and Figure 8. The differences in TDT's were not significant although there is an apparent delay for budding animals cut at 50%.

The final and Initial Tentacle Numbers at each level are comparable for budding and non-budding animals. FTN'—ITN's for budding animals at each level appear to be higher than for non-budding controls, although the difference did not prove significant. The same holds true for TRF values. Thus, with the possible exception of TDT's at 50%, the regeneration performance of budding animals is comparable to or better than non-budding animals.

TABLE 7.

Comparison of Hydranth Regeneration at Three Axial Levels of Budding and Non-Budding 'Standard' Animals. TDT=Time of Tentacle Differentiation (in hours). FTN=Final Tentacle Number. ITN=Initial Tentacle Number. FTN=ITN=Final Tentacle Number minus Initial Tentacle Number. TRF=Tentacle Regeneration Factor. JBT=Just Below Tentacles. N=Number of Regenerated *Animals.*

	TDT	FTN	ITN	FTN—ITN	TRF
JBT					
Budding Animals	25.14 ± 2.83	5.14 ± 1.36	2.38 ± 1.26	3.00 ± 1.61	229 ± 59.8
N=	8	7	8	7	6
Non-Budding Animals	28.19 ± 7.96	4.86 ± 1.30	2.50 ± 0.96	2.15 ± 0.78	119 ± 118
N=	21	21	20	20	17
75%					
Budding Animals	29.79 ± 3.90	4.86 ± 1.22	2.86 ± 1.25	2.00 ± 2.1	173 ± 104
N=	7	7	7	7	6
Non-Budding Animals	34.00 ± 6.48	4.67 ± 1.50	2.86 ± 0.78	1.87 ± 1.47	235 ± 114
N=	16	15	16	15	8
50%					
Budding Animals	52.80 ± 40.50	5.38 ± 0.99	2.22 ± 1.11	3.25 ± 1.60	273 ± 73
N=	12	8	9	8	8
Non-Budding Animals	34.35 ± 10.00	4.59 ± 0.96	2.71 ± 0.93	1.88 ± 1.39	218 ±96
N=	17	17	17	17	11

If, now, the TRF's at each level of budding animals are compared among themselves, a difference, significant at 0.1% is revealed (F=11.37). No difference

exists for the three levels of the non-budding controls. (See Figure 7.) Two out of 12 animals did not regenerate, but formed a second set of buds at the site of amputation. In both cases the second bud did not split off from its parent, but remained attached to the mother animal above the peduncle, despite the formation of basal plates.

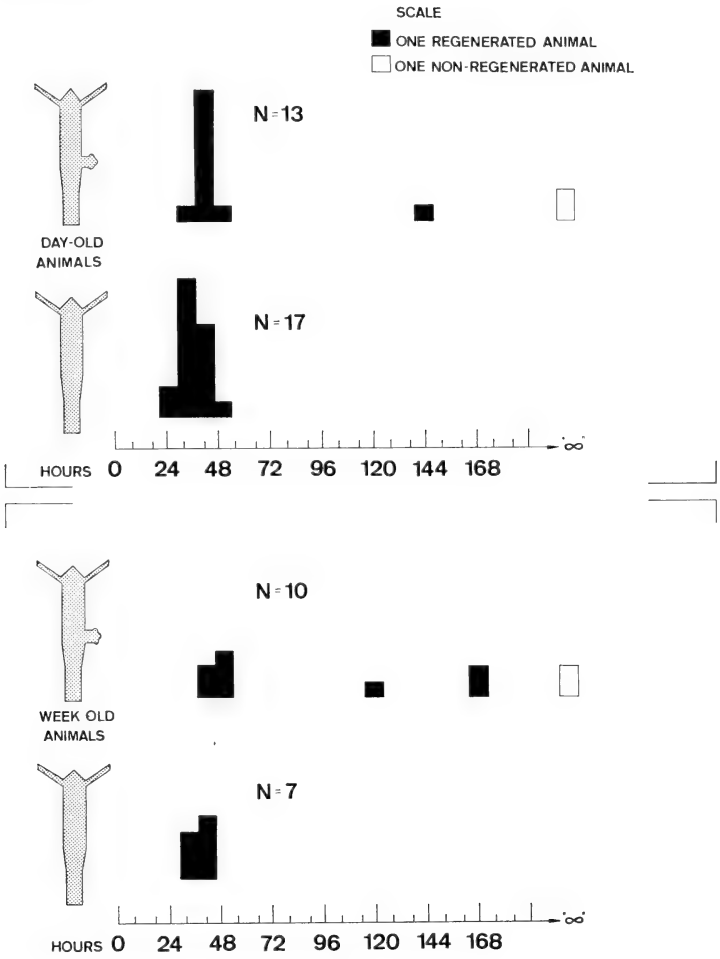


FIG. 8.

Time of tentacle differentiation of day-old and week-old budding animals compared to day-old and week-old animals transected at 50%.

2. *Comparison of week-old budding and non-budding animals cut at 50%*

The data are summarized in Table 8. The TDT's are significantly different for budding and non-budding animals ($t=6.2$, $p < 0.01$). The differences in FTN's,

ITN's, TRF's, FTN—ITN's are not significant. Thus, although budding animals are slower to begin regeneration, they achieve comparable or somewhat greater quantities of regenerate at the end. Again, two animals from this group produced a second set of buds.

TABLE 8.

Comparison of Week-Old Budding and Non-Budding Animals Transected at 50% of Total Length.

TDT=Time of Tentacle Differentiation. FTN=Final Tentacle Number. ITN=Initial Tentacle Number. FTN—ITN=Final Tentacle Number minus Initial Tentacle Number. TRF=Tentacle Regeneration Factor. N=Number of Animals Regenerated/ *Number of Animals Operated.*

	TDT	FTN	ITN	FTN—ITN	TRF
Budding Animals N=	81.80 ± 17.80	5.63 ± 1.24	1.50 ± 0.76	4.13 ± 1.40	300 ± 109 8/10
Non-Budding Animals N=	36.6 ± 4.13	5.71 ± 0.69	2.43 ± 1.23	3.57 ± 1.72	220 ± 54 7/7

(d) DISCUSSION

The regeneration performance of day-old standard budding animals differs only slightly, if at all from those of the non-budding controls as far as the number and speed of increasing the number of tentacles are concerned, and here the difference lies *in favor of* the budding animals. This may explain why TRF values at 50% are often higher than at the adjacent levels since this is more or less the vicinity of the budding region. (Buds are found at the following axial levels (basal plate=0, hypostome=100%): young buds without tentacles 48% (N=32); middle buds with short tentacles and beginning peduncle development: 43.5% (N=32); old buds with ectoderm separated from parent animal but no apparent basal plate: 39% (N=32)). In reference to the onset of tentacle differentiation, day-old budding animals appear to demonstrate a consistent but small delay. The shortness of the delay, the changing TRF at 50% and the fact that two animals made a second set of buds, indicate that a theory based on the insufficiency of available material is inadequate. The fact that adjacent regions were not negatively effected by the presence of the bud as far as the time of tentacle appearance is concerned renders the notion of a diffusing inhibitor at least doubtful. The relative

change in TRF's and the second set of buds seem to indicate that a change of some sort had occurred in the budding region itself.

The delay in Time of Tentacle Differentiation for week-old budding animals is neither so consistent nor so short, indicating that perhaps in these animals, the region surrounding the site of the bud was more affected than in day-old animals. It is perhaps interesting to speculate that these animals being older and having been very well fed are less able to respond to an other-than-bud-producing stimulus in the budding region once this region has been primed for budding. And it is here put forth that food stimulates normal growth of the animal until a certain maximum is reached which causes a switch-over at the budding zone into a budding condition; which condition, while the animal is budding (and perhaps shortly before and after), renders this zone *incapable of reacting to a regeneration stimulus*. This might explain why only the regeneration in the actual budding area is negatively affected by the presence of a bud and why older budding animals take a longer time to begin regenerating than do younger ones: Presumably, then they are more likely to retain their budding condition (in the budding zone)—a delay in the switch back to the normal, i.e. regeneration responsive, condition being postulated. This switch-over is thought to occur exclusively in the budding area, essentially independent in its effects on other regions. This idea is supported by experiments performed on the budding region by DIEHL (DIEHL and BURNETT, 1964). And the performance of buds is thought to be its consequence rather than its cause; the switch-over would be due to a large quantity of food.

V. FEEDING AND REGENERATION

(a) INTRODUCTION

The question of the effect of differences in feeding on the time at which tentacles and basal plates first appear and the effect of excessive feeding on the regeneration performance is dealt with in this section.

In a first experiment, standard animals, modified with respect to feeding, are given specified amounts of food 24 hours before transection; their regeneration is evaluated according to the usual criteria. Because day-old, i.e. standard, animals were thought to contain nutritional reserves in consequence of their recent status as buds, week-old cloned animals were selected in a second experiment and subjected to varying conditions of feeding and in turn compared to day-old animals under comparable feeding conditions. The results of the two sets of experiments are not in complete agreement and the question of possible unknown variables remains a problem for further investigation.

(b) Materials and Methods

1. *Day-old animals from randomly selected mother animals*

Budding animals from several Stendor dishes were selected at random and treated such as to obtain standard animals, as described in Section II, from them. At separation from their parent animals, the animals were each given either (1) six units of food, (2) one unit of food, or (3) no food. Transection at 50% total length occurred 24 hours after feeding.

2. *Week-old cloned animals*

Animals from Clone 3a ♀ were pretreated in the usual manner and at time of detachment from their parent animals were variously fed. Group Ia was given one unit of food for six days, including day of separation and transected 24 hours after the last feeding at the 50% level. Group Ib was given six units of food at time of detachment and operated on one week after separation. Group Ic was given no food for six days, and then fed six units of food 24 hours prior to transection. Thus, week-old animals fed a total of six units of food are designated as Group I. This group is compared to a second group of week-old animals: Group IIb was given one unit of food per animal at time of detachment and operated on one week after separation. Group IIc was left unfed for six days, and then given one unit of food 24 hours prior to transection. Thus, animals fed a total of one unit of food and transected on the seventh day after detachment are designated as *Group II*. Groups I and II are then compared to a third group of week-old unfed animals designated as *Group III*. Each of the above groups has a set of day-old control animals given comparable quantities of food, i.e., Group IV_1, six units of food; Group IV_2, one unit of food and Group IV_3, no food. Thus, all day-old animals are designated as *Group IV*.

(c) Results

1. *Day-old animals from randomly selected mother animals*

The data are given in Table 9. There is no significant difference with regard to the onset of tentacle differentiation (TDT) nor for the Initial Tentacle Number. Significantly different, however, are the Final Tentacle Number ($F=6.8$, $p < 0.01$), the FTN—ITN ($F=6.6$, $p < 0.01$) and the TRF's ($F=4.8$, $p < 0.05$), well-fed animals reaching higher values. Thus, for these animals, apparently, only quantity and speed of tentacle regeneration could be significantly influenced by differential feeding.

TABLE 9.

Comparison of Regeneration Performance of Day-Old Animals from Randomly Selected Mother Animals when Transected at 50% of their Total Length under Different Feeding Conditions. TDT=Time of Tentacle Differentiation. FTN=Final Tentacle Number. ITN=Initial Tentacle Number. FTN—ITN=Final Tentacle Number minus Initial Tentacle Number. TRF=Tentacle Regeneration Factor. UF=Unit of Food. N=Number of Regenerated *Animals (N_{TRF}=Number of Animals whose TRF's > 0).*

	TDT	FTN	ITN	FTN—ITN	TRF
Well Fed Animals (6 UF/ Animal)	34.53 ± 10.72	5.54 ± 1.19	2.95 ± 1.18	2.74 ± 1.34	206 ± 126
N=	19	15	19	15	12/15
Standard Animals (1 UF/ Animal)	37.18 ± 5.60	4.65 ± 0.79	3.41 ± 0.87	1.31 ± 0.99	133 ± 79.8
N=	19	17	17	17	11/17
Unfed Animals	36.00 ± 8.50	4.38 ± 0.72	3.11 ± 0.93	1.00 ± 0.89	143 ± 66.5
N=	18	16	18	16	10/16

2. *Week-old Cloned animals*

The results are summarized in Table 10. *Within Group I:* The only significant difference was found for TRF values, with those animals fed daily manifesting a high figure, while those fed at the time of separation a low value ($F=5.1$, $0.05 > p > 0.01$). Thus, the differences in feeding time appear to influence only the quantity-speed parameter of the regeneration performance in this case. *Within Group II:* None of the values proved significantly different in t-tests, week-old animals being unaffected by the time at which one unit of food was consumed. *Within Group IV:* (animals comparable to Experiment 1, above): Only the Time of Tentacle Differentiation proved to be significantly different ($F=5.38$, $0.05 > p > 0.01$), well-fed animals regenerating faster than unfed or poorly fed animals.

The only differences found in *inter-group* comparisons were: Each set of week-old well-fed animals showed a significantly later TDT than their day-old counterparts (Group Ia: Group IV_1: $p < 0.02$; Group Ib: Group IV_1: $p < 0.02$; Group Ic: Group IV_1: $p < 0.05$; t-test used). Other differences did not prove significant. The six-day difference in ages between Groups I, II and III and Group IV, then, does not appear to affect the regeneration performance with the possible exception of TDT differences for well-fed animals.

TABLE 10.

Comparison of Regeneration Performance of Week-Old and Day-Old Animals cut at 50% Total Length under Different Feeding Conditions.

TDT = Time of Tentacle Differentiation. FTN = Final Tentacle Number. ITN = Initial Tentacle Number. FTN—ITN = Final Tentacle Number minus Initial Tentacle Number. TRF = Tentacle Regeneration Factor. BDT = Basal Plate Differentiation Time. N = Number of Regenerated Animals.

GROUP I. Week-old animals given 6 units of food/animal (a) daily, (b) at time of detachment, (c) 24 hours before operation

	TDT N	FTN N	ITN N	FTN—ITN N	TRF N	BDT N
(a)	40.00 ± 5.92 9	5.67 ± 1.50 8	2.44 ± 1.34 9	3.55 ± 1.94 8	329 ± 92 8	40.00 ± 0.00 10
(b)	41.10 ± 3.30 7	4.67 ± 1.03 6	3.00 ± 1.16 7	2.00 ± 1.52 6	125 ± 91 6	40.00 ± 0.00 10
(c)	37.12 ± 3.90 7	5.71 ± 1.14 7	3.00 ± 1.16 7	2.71 ± 1.70 7	281 ± 78 7	44.40 ± 3.80 9

GROUP II. Week-old animals given 1 unit of food/animal given (b) at time of detachment, (c) 24 hours before Operation.

	TDT N	FTN N	ITN N	FTN—ITN N	TRF N	BDT N
(b)	40.00 ± 3.33 7	6.10 ± 0.90 7	2.86 ± 1.30 7	3.14 ± 1.21 7	223 ± 69 7	43.40 ± 4.28 7
(c)	45.00 ± 7.50 8	5.00 ± 0.76 8	2.25 ± 0.93 8	2.63 ± 1.56 8	229 ± 93 8	42.60 ± 4.90 8

GROUP III. Week-old unfed animals.

	TDT N	FTN N	ITN N	FTN—ITN N	TRF N	BDT N
	42.90 ± 3.70 12	5.45 ± 0.69 12	3.27 ± 1.05 11	2.18 ± 1.20 11	185 ± 119 11	41.60 ± 3.40 12

GROUP IV. Day-old *animals* given (1) 6 units of food, (2) 1 unit of food, (3) no food.

	TDT N	FTN N	ITN N	FTN—ITN N	TRF N	BDT N
(1)	32.00 ± 1.40 6	5.83 ± 0.98 6	2.66 ± 1.05 6	3.33 ± 1.54 6	253 ± 143 6	41.30 ± 3.30 6
(2)	40.00 ± 3.80 10	5.10 ± 0.57 10	2.40 ± 1.02 10	2.70 ± 1.01 10	215 ± 156 10	41.00 ± 0.00 10
(3)	38.00 ± 5.10 8	5.30 ± 1.38 8	2.75 ± 0.89 8	2.25 ± 1.50 8	199 ± 90 8	43.40 ± 7.8 7

The Time of Basal Plate Differentiation was also found not to vary significantly, both in inter and intra group comparison, indicating that here, at least, basal plate regeneration was not influenced by differences in age and feeding conditions.

(d) DISCUSSION

Although animals in both experiments were treated comparably, the results do not completely coincide (Compare Table 9 with Table 10, Experiment 1 with Experiment 2, Group IV), and it is conjectured that differences in pretreatment of mother animals result in varying physiological states of the experimental animals. (For example, it appears that animals stemming from mothers which had been fed until separation at the end of a given five day period contained more protein than those splitting off at the beginning of that period, although the animals themselves were equally fed (KASS, unpublished data)). It is entirely possible, therefore, that in the second experiment, since one clone was used continuously, that at the onset of the experiment, a maximum of reserves was already present and that additional food, on the one hand, and deprivation, on the other, could not significantly affect the process in question which was already more than adequately supplied. Further, animals were transected at 50%, which, as already stated (Section III.d.), represents that area adjacent to and in part including the budding zone. Two animals from Group I (not included in the data) performed buds before operation and in the preceding section on Budding, *all* animals fed three days after separation made buds before transection on the seventh day, indicating, that perhaps, something approaching a maximum had indeed been reached and that additional feeding rather than promulgating regeneration in the budding region, leads to a change in that region which, as has been suggested, is, at least partially, antithetical to the regenerative process. In this regard, BURNETT (1961b) has found that there is an accumulation of pigment in the budding zone immediately before buds become

visibly identifiable and this accumulation of pigment is designated by him as a " Stage 0 " bud. He further states that early buds (from State 1 onward) are more effective in ‚inhibiting' regeneration than older buds. (This may, however, be interpreted in terms of a gradual return to a non-budding, i.e., a regeneration-responsive, condition).

In any case, as far as questions of feeding and regeneration are concerned, no definitive statements can be made on the basis of the above experiments, both environmental and physiological variables requiring more complete control.

VI. THE EFFECT OF ACTINOMYCIN C AND RNASE ON BASAL PLATE AND HYDRANTH REGENERATION

(a) Introduction

The effect of Actinomycin D and RNase on regeneration in *Stentor coeruleus* has recently been investigated by Whitson (1965) who found that both preexisting RNA and newly synthesized RNA were necessary for the regeneration of the oral cone. Brachet, *et al.* (1964) have shown that Actinomycin D inhibits regeneration of nucleated halves of *Acetabularia mediterrania* more readily than anucleated halves, indicating, according to the authors, that either messenger RNA has a very long life or that it can be synthesized by the algae's cytoplasm.

The effects of Actinomycin C (Bayer) and RNase on hydranth and basal plate regeneration in *Hydra attenuata* Pall. will be discussed here. Although the effects of actinomycin on cell mechanisms are not yet completely known, it is at least generally accepted that the syntheses of all DNA-dependent RNAs are blocked (Ingram, 1965). The experiments were performed with Actinomycin C (Bayer) which is analogus to Actinomycin D (Merck, Sharp, and Dohme) (Zähner (1965), Cleffman (1965), Runnström (personal communication to Tardent)). In any case, by subjecting regenerating halves of hydra to actionomycin at various times after the onset of regeneration, it is possible to determine the proportion of regeneration time, in each of the two halves, during which the processes blocked by actinomycin occur. (Again, hydranth regeneration time refers to the time taken for the *first appearance* of a tentacle; while basal plate regeneration time means the time taken to *complete* the basal plate). Similarly, a differential effect of RNase on distal and proximal regenerating pieces might point to quantitative differences in the presence and/or synthesis and/or degradation and/or requirements of RNA in the two pieces.

(b) Material and Methods

Standard animals, as defined in Section II above, were used for all experiments. In any given experiment, no more than five halves were placed together in a small

bowl which contained approximately 8-10 ml. of solution; solutes were dissolved in well water. Animals were transected at 50% total length. The time of Tentacle Differentiation (TDT) of proximal halves and the Time of Basal Plate Differentiation (BDT) of distal halves were recorded. (TDT's and BDT's of standard animals (Tables 1 and 6) represent control criteria.) Protocol was taken as above (in Section II) until death occurred.

1. *Treatment with RNase*

(a) Animals were subjected to 0.5 mg/ml and 1.0 mg/ml RNase[1] without transection. (b) Animals were pretreated for 24 hours, for 5 hours with 0.5 mg/ml RNase, transected in well water, and allowed to regenerate therein. Similarly, animals were subjected to pretreatment with 1.0 mg/ml only. (c) Animals were subjected to 0.5 mg/ml RNase for 10 hours, for 1 hour, for 0 hours prior to transection in RNase and allowed to regenerate in the presence of RNase. (d) Animals were transected in well water and placed in 1.0 mg/ml and 1.5 mg/ml RNase and allowed to regenerate in its presence.

2. *Treatment with Actinomycin C (Bayer)*

(a) Animals were subjected to 2 gamma/ml Actinomycin C[1] without transection. (b) Animals were pretreated with 2 gamma/ml actinomycin for 24 hours prior to transection in well water and allowed to regenerate in its presence. (c) Animals were transected in well water and allowed to begin regeneration. Actinomycin treatment was begun at: time of transection, 10 minutes after transection, 30 minutes after transection, 1 hour, 2 hours, 3 hours, 4 hours, 10 hours, 12 hours and 17 hours after transection. Animals were allowed to continue regeneration in the presence of actinomycin until death.

(c) Results

1. *Treatment with RNase*

The results are summarized in Table 11. (a) Intact animals subjected to 0.5 mg/ml are found to die between 56 and 80 hours (N=9); those subjected to 1.0 mg/ml die between 40 and 72 hours (N=8); (treatment was continuous). By 40 hours animals in 1.0 mg/ml had considerably shortened tentacles which were knobby and to some extent frayed at the tips. (b) Pretreatment *only* resulted in the complete regeneration of the animals. In comparison to standard animals, the TDT's are

[1] Fluka, A.G., Buchs (Switzerland), *purum*
[1] Sanamycin, Bayer-Leverkusen (Germany)

delayed only when pretreatment is for 24 hours at 0.5 mg/ml (mean TDT= 46.20 ± 8.40) or when the concentration is increased to 1.0 mg/ml (mean TDT= 54.2 ± 16.8). The difference for basal plate regeneration is not significant. (BDT= 49.90 ± 7.10) (c) transected animals under continuous treatment die at times comparable to intact animals under the same conditions. (d) Where inhibition is less than 100% ,significantly more proximal halves regenerate than do distal halves. (row 5, $P \leqslant 0.01$, $X^2=28.4$) (e) At 1.0 mg/ml, two proximal halves regenera-

TABLE 11.

The Effect of RNase on Basal Plate and Tentacle Regeneration. N=Number of Animals. Ni=Number of Inhibited Animals. Nr=Number of Regenerated Animals. %i=percent Inhibition. In any given row proximal and distal halves are derived from the same animals.

Treatment:	Tentacle Regeneration in Proximal Halves				Basal Plate Regeneration in Distal Halves			
	N	N_i	N_r	$\%i$	N	N_i	N_r	$\%i$
0.5 mg/ml								
(1) 24 Hours prior to Transection *Only* . .	9	0	9	0%	9	0	9	0%
(2) 5 Hours prior to Transection *Only* . .	16	0	16	0%	16	0	16	0%
(3) 10 Hours prior to Operation until Death after Transection . .	19	19	0	100%	18	18	0	100%
(4) 1 Hour prior to Operation until Death after Transection . .	5	5	0	100%	5	5	0	100%
(5) From Operation until Death after Transection	81	52	29	64%	81	79	2	97.5%
1.0 mg/ml								
(6) 5 Hours prior to Transection *Only* . .	5	0	5	0%	5	0	5	0%
(7) From Operation until Death after Transection	10	8	2	80%	10	10	0	100%
1.5 mg/ml								
(8) From Operation until Death after Transection	8	8	0	100%	8	8	0	100%

ted. At 1.5 mg/ml all proximal and distal halves were inhibited. Thus, where inhibition is less than total, RNase prevents basal plate regeneration more readily than it does tentacle regeneration.

2. *Treatment with Actinomycin*

The results are summarized in Table 12. (a) Intact animals subjected to 2 gamma/ml actinomycin die between 72 and 96 hours after the beginning of treatment. (b) Animals subjected to pretreatment only and those transected before treatment begin to die at times comparable to intact animals subjected to continuous treatment. (c) When treatment is begun 10 hours after transection, the number of proximal halves regenerating tentacles drops significantly ($X^2=7.5$,

TABLE 12.

The Effect of Actinomycin C (Bayer) on Basal Plate and Tentacle Regeneration. N=Number of Animals. Ni=Number of Inhibited Animals. Nr=Number of Regenerated Animals. %i=percent Inhibition. In any given row proximal and distal halves are derived from the same animals. Concentration 2 gamma/ml.

Treatment	Tentacle Regeneration in Proximal Halves				Basal Plate Regeneration in Distal Halves			
	N	N_i	N_r	%i	N	N_i	N_r	%i
(1) For 24 Hours prior to Transection *Only* . .	7	5	2	71%	7	7	0	100%
(2) From Transection for 15 Hours *Only* . . .	10	10	0	100%	9	5	4	55.5%
(3) From Transection until Death After Interval of: 0 Minutes	59	58	1	98.3%	57	55	2	96.5%
(4) 5—10 Minutes . . .	18	15	3	83.3%	18	16	2	88.8%
(5) Between ½ and 1 Hour	24	18	6	75.0%	26	18	8	69.2%
(6) 2 Hours	6	5	1	83%	6	6	0	100%
(7) 3 Hours	7	5	2	71%	7	7	0	100%
(8) Between 4 and 6 Hours	19	13	6	68.4%	19	16	3	84.2%
(9) 10 Hours	23	5	18	21%	24	16	8	77%
(10) 12 Hours	18	4	14	22.2%	20	1	19	0.5%
(11) 17 Hours	7	0	7	0%	7	0	7	0%

$P \leqslant 0.01$) while the drop in inhibited basal plate regenerates is not significant. (Table 12, rows 8 and 9). When treatment is delayed for another two hours, while the number of inhibited tentacle regenerates remains constant, there is a sudden significant drop in the number of inhibited basal plate regenerates (Table 12, rows 9 and 10, $X^2=9.5$, $P < 0.01$). The drop between 12 and 17 hours is not significant for either basal plate or tentacle regeneration. With the exception of animals treated 4-6 hours after transection (TDT$=56.10 \pm 20$), tentacles and basal plates regenerated at times comparable to standard animals.

(d) Discussion

Since treatment with actinomycin from the time of transection virtually inhibits all regeneration, it is to be assumed that any pre-existing RNA will not support either hydranth or basal plate regeneration, as defined, the necessary RNA's being synthesized after transection. In support of this, RNase pretreatment alone does not inhibit regeneration, but can cause a delay in the appearance of the regenerate; (although verification of the actual effects of both RNase and actinomycin in the animal are required). When RNase treatment is continuous and inhibition less than 100%, a significantly greater number of distal halves are inhibited than proximal halves. Although the question of whether this is due to slower synthesis, by distal halves, or to greater requirements for the regeneration of the alternative structures, or to differences in already existing RNA quantities or to differences in maintainance requirements with concomitant differences in degradation speeds cannot be answered at the level of this investigation, the differential response is clear.

Since animals treated with actinomycin, regardless of whether they represent distal or proximal halves, die at comparable times, differences in the regeneration responses are probably not due to differences in the existing RNA quantities or to differences in the speed of its degradation, but to differences either in the rates of synthesis during regeneration of the alternative structures or to differences in the minimum requirements for each of the structures to become manifest. This last is further supported by the fact that with delayed actinomycin treatment, proximal halves reach the thresh-hold of almost total regeneration earlier than do distal halves. (For both, it will be noted, the time needed for the processes blocked by actinomycin to occur represents approximately $\frac{1}{3}$ of the respective regeneration times).

Nonetheless, because the effects of actinomycin are not yet completely known and because Basal Plate and Tentacle Differentiation Times are, to some extent, artificial criteria, statements concerning the relative amounts of RNA either synthesized or required during the regeneration of basal plate and tentacles by distal and proximal halves are left open for verification at other levels.

VII. GENERAL DISCUSSION

In view of the fact that regeneration gradients do not completely coincide with physiological data, it is perhaps necessary to emphasize that the animals used here are of a very particular physiological state. This being the case, it still remains to be seen whether physiological and/or cytological correlates can be found for the regeneration phenomena described. Discrepancies, as for example the relative interstitial cell counts of TARDENT (1952, 1954) and those of CAMPBELL (1965) need not necessarily be thought of as contradictory, or mutually exclusive, since it is clear that animals with different histories give decidedly different regeneration responses (Sections IV and V), especially at the exceedingly labile budding zone.

Further, since notions of direct or competitory inhibition are not completely satisfactory in explaining relationships between budding and regeneration phenomena, and since it is perhaps possible that excessive feeding rather than enhancing regeneration induces a ‚budding condition' in the budding region which renders that region incapable of responding to a regeneration stimulus, the question of budding and regeneration still appears to require further investigation, especially on a biochemical and physiological level.

The same may be said in regard to feeding experiments, since the results for day-old and week-old animals do not completely concur. Nor was there complete agreement in results from cloned and uncloned animals under equivalent conditions. It is therefore possible that more variables are involved than were controlled in the experiment (e.g. parental nutritional history) or that a one to one relationship between Food and Regeneration does not exist. No definitive statements, therefore ought to be made about the effect of feeding on regeneration until physiological variables are under complete control.

Finally, although results indicate that the differential regeneration exhibited by distal and proximal halves of *Hydra attenuata* may be due to differences in the presence, synthesis and/or degradation of RNA during regeneration of basal plate and tentacles, respectively, the question must remain open for investigation at the cellular level.

SUMMARY

1. There are inherent significant differences in the regeneration performance of the various axial levels which do not stand in ranked relation to one another in a steadily declining gradient. Basal plate and tentacle regeneration do not reflect complementary regeneration gradients.

2. Except for the budding region, no difference in onset of tentacle regeneration was found between budding and non-budding animals, although a relative

change in the quantity-speed factor occurs between the 75% and 50% levels of budding animals; this shift is *in favor of the 50% level.* In four instances buds were performed in lieu of regenerates at 50%.

3. Well-fed day-old animals manifest a better regeneration performance than do unfed or poorly fed animals; although no difference in the regeneration performance was found for comparably treated week-old animals. Only well-fed day-old animals appear to regenerate significantly faster than their week-old counterparts.

4. RNA synthesis at time of transection apparently supplies both the necessary and sufficient RNA for hydranth and basal plate regeneration. In concentrations below that for total inhibition by both RNase and Actinomycin, a greater number of distal halves are inhibited than are proximal halves.

Résumé

1. Les performances régénératrices de *Hydra attenuata* Pall. sont soumises à des différences axiales inhérentes qui ne s'expriment pas sous forme d'un gradient continu. La régénération des tentacules et celle du disque basal ne se manifestent pas comme gradients axiaux complémentaires.

2. A l'exception de la région de bourgeonnement même, aucune différence en ce qui concerne la régénération des tentacules existe entre les individus bourgeonnants et non-bourgeonnants. Une différence relative concernant le facteur « masse-rapidité » se manifeste chez les animaux portant des bourgeons entre les niveaux axiaux de 75% et 50%. Au niveau de 50% quatre individus ont formé des bourgeons au lieu d'un régénérat.

3. Le taux de la régénération est toujours plus élevé chez les individus bien nourris que chez les polypes mal nourris.

4. L'acide ribonucléique synthétisé au moment de l'amputation fournit l'ARN nécessaire pour la réconstitution des tentacules et du disque basal. Lorsque cette synthèse est inhibée au moyen de la ribonucléase ou de l'actinomycine la régénération est bloquée. Cette inhibition est plus prononcée dans les régions distales que dans les zones proximales.

Zusammenfassung

1. Die Regenerationsleistungen von Hydra attenuata Pall. sind inherenten axialen Unterschieden unterworfen, die sich nicht auf einen kontinuierlichen Gradienten zurückführen lassen. Die Neubildung der Tentakel und die Regeneration der Fussdrüse äussern sich nicht als komplementäre Gradienten.

2. Ausser in der Knospungszone selbst, konnten — was den Beginn der Tentakelregeneration betrifft — zwischen knospenden und nicht-knospenden Tieren keine Unterschiede festgestellt werden. Eine relative Veränderung des Geschwindigkeits-Massen-Faktors tritt bei knospenden Tieren zwischen den Axialniveaus 75% und 50% auf, wobei diese Veränderung zugunsten des 50% Niveaus ausfällt. In 4 Fällen wurden auf diesem Niveau Knospen anstatt Regenerate gebildet.

3. Die Regenerationsrate gut ernährter Tiere ist stets höher als diejenige hungernder oder schlecht ernährter Polypen. Dieser Unterschied verschwindet jedoch, wenn der Vergleich zwischen Tieren gemacht wird, die eine Woche alt sind.

4. Die im Zeitpunkt der Amputation synthetisierte RNS liefert die für die Regeneration der Tentakel (inkl. Hypostom) und der Fussdrüse notwendigen Ribonukleinsäure. Wird diese Synthese durch RN-ase oder durch Actinomycin gehemmt, wird auch die Regeneration beeinträchtigt. Diese Hemmung ist in distalen Regionen ausgesprochener als in proximalen.

BIBLIOGRAPHY

Brachet J., H. Denis, F. De Vitry 1964. *Effects of Actinomycin D and Puromycin on Morphogenesis in Amphibian Eggs and Acetabularia mediterrania.* Devel. Biol. 9: 398-434.

Burnett, A. 1960. *The Maintenance of Form in Hydra.* In: *Regeneration* ed. D. Rudnick. Ronald Press, N.Y.: 27-52.

— 1961a. *Growth Factors in the Tissues of Hydra.* In: *Hydra 1961* ed. Lenhoff and Loomis. Univ. of Miami Press: 425-440.

— 1961b. *The Growth Process in Hydra.* J. Exp. Zool. 146: 21-83.

Burt, D. R. R. 1925, *The Head and Foot of Pelmatohydra oligactis Pall. as Unipotent Systems.* Arch Entwick-Mech. 104: 421-433.

— 1934. *The Capacity of Different Regions of Pelmatohydra oligactis Pall. to form Head or Foot.* J. Exp. Zool. 68: 59-94.

Campbell, R. D. 1965. *Cell proliferation in Hydra: An Autoradiographic Approach.* Science 148: 1231-1232.

Child, C. M. 1947. *Oxidation and Reduction of Indicators by Hydra.* J. Exp. Zool. 104: 153-195.

— 1948. *Differential Oxidation and Reduction of Indicators in Reconstitution of Hydra and a Planerian.* Physiol. Zool. 21: 327-351.

— and L. H. Hyman, 1919. *Axial Gradients in the Hydrozoa I.* Biol. Bull. 36: 193-221.

Cleffman, G. 1965. *Die Schwellen der Hemmung der Nucleinsäuresynthese und der Teilung durch Actinomycin bei Tetrahymena pyriformis.* Ztschr. f. Zellforsch. 67: 343-350.

Diehl, F. and A. Burnett, 1964. *The Role of Interstitial Cells in the Maintenance of Hydra III.* J. Exp. Zool. 158: 299-319.

EAKIN, R. E. 1961. *Studies on Chemical Inhibition on Regeneration in Hydra.* In: *Hydra* 1961. ed. Lenhoff and Loomis, Univ. of Miami Press: 399-411.

GOETSCH, W. 1925. *Untersuchungen über Polarität.* Münch. Gesch. f. Morph. Physiol. 37: 213-283.

— 1929. *Das Regenerationsmaterial und seine experimentelle Beeinflussung.* Arch. Entw.-Mech. 117: 211-311.

HENRYSSON, S., O. W., HAZELOFF, and H. J. HOFFMANN, 1960. Kleines Lehrbuch der Statistik. Berlin, 1960.

INGRAM, V. In *The Biosynthesis of Macromolecules*, 1965. W. A. Benjamin Inc., New York, 1965: 74-76.

KANAJEW, J. 1926. *Über die Histologischen Vorgänge bei der Regeneration von Pelmatohydra oligactis Pall.* Zool. Anz. 65: 217-226.

KIELITZ, W. 1911. *Morphologische und Experimentelle Untersuchungen an Hydra.* Arch. Entw.-Mech. 130: 191-257.

LENHOFF, H. 1957. *The Induction of a New Center of Polarity in Regenerating Hydra littoralis.* Anat. Records 127: 325.

MORONEY, M. T. 1962. *Facts from Figures.* Pelican, Great Britain 1962.

TARDENT, P. 1952. *Über Anordnung und Eigenschaften der Interstitiellen Zellen bei Hydra und Tubularia.* Rev. Suisse Zool. 59: 247-53.

— 1954. *Axiale Verteilungs-Gradienten bei Hydra und Tubularia und ihre Bedeutung für die Regeneration.* Arch. Entw.-Mech. 146: 593-649.

— 1960. *Principles governing the Process of Regeneration in Hydroids.* In: *Developing Cell Systems and their Control.* ed. D. Rudnick The Ronald Press, N.Y. 1960.

— 1963. *Regeneration in the Hydrozoa.* Biol. Reviews 38: 293-333.

— 1966. *Zur Sexualbiologie von Hydra attenuata Pall.* Rev. Suisse Zool. (in press).

WALLIS, W. A. and H. V. ROBERTS, 1956. *Statistics, a New Approach.* The Free Press of Glencoe, U.S.A. 1956.

WEIMER, B. R. 1932. *The physiological Gradients of Hydra, II: The Effect of Feeding on Reconstitution.* J. Exp. Zool. 62: 93-107.

— 1934. *The Physiological Gradients of Hydra, III: Reconstitution of Masses of Dissociated Pieces.* Physiol. Zool. I: 183-230.

WHITSON, G. L. 1965. *The Effects of Actinomycin D and Ribonuclease on Oral Regeneration in Stentor coerubus.* J. Exp. Zool. 160: 207-214.

PUBLICATIONS

DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & C^ie^, libraires à Genève

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc.	1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.—
	2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	12.—
	3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	42.—
	4.	ISOPODES par J. CARL	8.—
	5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	5.50
	6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	18.—
	7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	18.—
	8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	18.—
	9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	11.—
	10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	3.50
	11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	38.—
	12.	DÉCAPODES par J. CARL	11.—
	13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	11.—
	14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	18.—
	15.	AMPHIPODES par J. CARL	12.—
	16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	17.50
	17.	CESTODES par O. FUHRMANN	30.—
	18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	68.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. de SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte — Fr. 6.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK

APPARTENANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1^re^ partie — FOSSILES — 1 vol. 4° avec 117 planches — Fr. 300.—

COLLEMBOLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen — Fr. 24.—

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 76 — FASCICULE 2

Pages

N° 10. GISIN, Hermann et Maria Manuela da GAMA. Deux espèces nouvelles de *Pseudosinella* cavernicoles (Insecta: Collembola). Avec 4 figures dans le texte 289-296

N° 11. BASLER, Walter. Untersuchung der Nervenwirkung bei *Antheraea pernyi* Guer. (Lep.) unter besonderer Berücksichtigung der dorso-longitudinalen Flugmuskeln. Mit 33 Abbildungen 297-362

N° 12. BÜTTIKER, W. First Records of eye-frequenting Lepidoptera from Nepal. With 4 figures 363-370

N° 13. WEHNER, Rüdiger. Die optische Orientierung nach Schwarz-Weiss-Mustern bei verschiedenen Grössenklassen von *Cataglyphis bicolor* Fab. *(Formicidae, Hymenoptera)*. Mit 2 Abbildungen . 371-382

N° 14. GÄTZI, Vreni. Ossifikation der Extremitäten des Kaninchens *(Oryctolagus cuniculus)*. Mit 2 Tabellen 383-386

N° 15. VACHON, Max. Remarques sur la famille des Syarinidae J. C. Chamberlin (Arachnides, Pseudoscorpions) à propos de la description d'une nouvelle espèce: *Pseudoblothrus thiebaudi*, habitant les cavernes de Suisse. Avec 10 figures dans le texte 387-396

N° 16. BESUCHET, Claude. Psélaphides paléarctiques. Espèces nouvelles et notes synonymiques. III. (Coleoptera). Avec 29 figures dans le texte 397-420

N° 17. AELLEN, V. et P. STRINATI. Liste des chiroptères de la Tunisie . . 421-432

N° 18. SCHAUENBERG, Paul. L'identification du Chat forestier d'Europe *Felis s. silvestris* Schreber 1777 par une méthode ostéométrique. Avec 2 figures dans le texte 433-442

N° 19. HEUSSER, H. Die Lebensweise der Erdkröte, *Bufo bufo (L.)*; Das Orientierungsproblem. Mit 21 Abbildungen und 17 Tabellen . . 443-518

N° 20. RUCH, Willy. Die Reifung des hypothalamo-neurohypophysären Systems bei Nesthockern und Nestflüchtern. Mit 2 Figuren und 6 Abbildungen 519-564

N° 21. KASS-SIMON, Gabriele. The Regeneration Gradients and the Effects of Budding, Feeding, Actinomycin and RNase on Reconstitution in *Hydra attenuata* Pall. With 8 Figures and 12 Tables 565-600

IMPRIMÉ EN SUISSE

Tome 76 Fascicule 3 1969

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

DE GENÈVE

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
OCTOBRE 1969

LIBRARY
OF THE
AMERICAN MUSEUM
OF NATURAL HISTORY

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 76 — FASCICULE 3

Rédaction

EMILE DOTTRENS

Directeur honoraire du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

VILLY AELLEN

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

EUGÈNE BINDER

Conservateur principal au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Administration

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1211 GENÈVE 6

PRIX DE L'ABONNEMENT DÈS 1970:

SUISSE Fr. 155.— UNION POSTALE Fr. 160.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées

à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*,

Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Tome 76, nº 22 à 42. — Octobre 1969

COMMUNICATIONS
FAITES A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE,
TENUE A BERNE LES 22 ET 23 MARS 1969

MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN
ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN BERN DEN 22. UND 23. MARZ 1969

Werden später oder an anderem Orte mitgeteilt :

Communications publiées plus tard ou ailleurs :

Chamsa, M. und **Weiss,** N. (Basel). Epidemiologische Untersuchungen an einer Nagetierfilariose (*Dipetalonema viteae* Krepkogorskaja 1933) im Iran. Erscheint in *Acta tropica* 26, 1969, Nr. 2.

Villiger, M. (Zürich), **Czihak, G.** (Tübingen), **Tardent, P.** (Zürich) und **Baltzer, F.** (Bern). Vergleichende Untersuchungen über den DNS-Gehalt von Spermien verschiedener Seeigelarten.

Wellauer, P. und **Weber, R.** (Bern). Darstellung und Kennzeichnung der mitochondrialen DNS aus Mausleber. Eine ausführliche Publikation erscheint in *Z. Zellforsch.* 1969.

I. Wehrlin und **B. Tschanz.** — Cliff-Response bei Trottellumen *(Uria aalge)* (Mit 11 Abbildungen)

N° 22. **P. Ingold**, Bern; **A. Portmann** Basel; **B. Tschanz** Bern. — Individuelle Beziehung der Eltern zu ihrem Jungen bei Tordalken *(Alca torda L.)*.[1] Zusammenfassung.

Ethologische Station Röst (Norwegen), Universität Bern., (Leitung Prof. Dr. B. Tschanz).

Tordalken brüten auf der Insel Vedøy (Lofoten, Norwegen) in steilen, mit Fels durchsetzten Graswänden. Von dort springt das Junge im Alter von neunzehn bis zwanzig Tagen in die Tiefe. Ein Teil der Küken prallt am Fuss der Wand in der Grashalde auf. Der ihnen nachgefolgte Elter setzt seinen Flug fort, lässt sich in Ufernähe auf dem Wasser nieder und trennt sich damit vom Jungen, das nun allein zum Meer hinunterwandert. Dort finden einander die zusammengehörigen Alt- und Jungvögel. Die Zuordnung wird ermöglicht durch eine, mittels Lautsprecher experimentell ermittelte, individuelle Beziehung des Elters zu Lautäusserungen des eigenen Jungen. Die Voraussetzung dazu ist durch die grosse Verschiedenheit der Jungenrufe gegeben.

[1] Mit Unterstützung des Schweiz. Nationalfonds z. Förderung der wissenschaftlichen Forschung Nr. 3440.

N° 23. **Oswald Hess.** — Veränderungen der Chromosomenstruktur und ihre Beziehungen zur genetischen Funktion.[1] (Mit 14 Textabbildungen)

Labor für Chromosomenforschung, Biologisches Institut I der Universität Freiburg, Deutschland.

I. Einleitung

In der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts hat sich die Cytogenetik vorwiegend mit dem Verhalten der Chromosomen in Mitose und Meiose beschäftigt. Diese Untersuchungen führten zur endgültigen Anerkennung der „Chromosomentheorie der Vererbung", nach der die Chromosomen die Träger der Gene sind. Der Schlüssel zum Verständnis der von Mendel und Morgan entdeckten Gesetzmässigkeiten bei der Weitergabe erblicher Eigenschaften, der Spaltung und Rekombination, liegt im Aufbau und im Verhalten eben dieser Chromosomen. Die wichtigsten Etappen für die endgültige Etablierung der Chromosomentheorie der Vererbung waren der Beweis, dass die Chromosomen kontinuierliche Strukturindividuen sind (Boveri, 1904), ferner die Demonstration, dass die Chromosomen sich in der Meiose unabhängig verteilen und dass damit die Mendelspaltung erklärt werden kann (Bridges, 1916), die Beobachtung, dass zwischen Chromosomen Stückaustausch erfolgen kann und dass damit das Crossing over eine cytologische Parallele hat (Stern, 1931), und schliesslich auch die Demonstration, dass die Gene in den Chromosomen linear angeordnet sind und dass zugleich bestimmte Mendelfaktoren bestimmten chromosomalen Strukturelementen zugeordnet werden können (Painter, 1933; Mackensen, 1935; u.a.). Am Ende dieser Periode existierte ein praktisch lückenloses Gedankengebäude. Das Verhalten der Chromosomen, insbesondere die Paarung und Segregation der homologen Chromosomen und der Stückaustausch zwischen ihnen während der Bildung der Keimzellen konnte eine natürliche Erklärung für die Kreuzungsergebnisse des Genetikers liefern.

Die moderne Genetik konnte schliesslich auch auf molekularer Ebene diese Prozesse weitgehend aufklären. Die in den Chromosomen enthaltene Desoxyribonukleinsäure trägt die genetische Information verschlüsselt als Sequenz ihrer vier verschiedenen Basen. Auf diese Weise ist die genetische Information tatsächlich in linear hintereinander angeordneten Einheiten aufbewahrt. Da die Desoxyribonukleinsäure eine Doppelstruktur ist, die aus zwei einander komplementären

[1] Die Untersuchungen des Verf. werden von der Deutschen Forschungsgemeinschaft gefördert.

Einzelsträngen besteht, ist sie zu identischer Reduplikation befähigt. Jeder Einzelstrang dient als Matritze für einen neuen Tochterstrang (semikonservative Replikation) und aus jedem Reduplikationsschritt entstehen zwei vollkommen identische Moleküle. Somit kann die genetische Information konstant von Zelle zu Zelle und von Generation zu Generation weitergegeben werden. Andererseits können Kopierungsfehler bei der Replikation vorkommen. Es ist auch ein Ausfall oder eine Verdopplung begrenzter Molekülabschnitte möglich. Damit sind Mutationen molekular erklärbar. Schliesslich ist auch ein Stückaustausch zwischen homologen DNS-Molekülen möglich, so dass auch das Phänomen der genetischen Rekombination im Prinzip auf molekularer Ebene verstehbar ist.

Nachdem im Prinzip heute die mechanischen Grundlagen der Vererbungsvorgänge bekannt sind, hat sich die Genetik in den letzten Jahren mehr und mehr anderen Problemen zugewandt, insbesondere der Merkmalsausbildung und der Verwertung der genetischen Information in der lebenden Zelle.

Auch hier sind wir wiederum über die prinzipiellen molekularen Vorgänge gut unterrichtet. Wir wissen heute schon bis in viele Einzelheiten, wie die in der DNS verschlüsselte Information unter Vermittlung verschiedener Typen von Ribonukleinsäuren in spezifische Eiweissstoffe umgesetzt wird. Diese Kenntnisse stammen fast ausnahmslos aus Untersuchungen von Bakterien und Viren.Dagegen wissen wir immer noch verhältnismässig wenig davon, wie diese Vorgänge in höheren Organismen ablaufen. Insbesondere wissen wir fast nichts über die funktionelle Organisation der Chromosomen selbst. Es ist die Aufgabe dieser Darstellung, eine knappe Zusammenfassung unsrer zu diesem schwierigen Problemkreis vorhandenen Kenntnisse zu geben.

II. Eu- und Heterochromatin

Ausgangspunkt für eine experimentelle Analyse solcher Probleme kann die mehrfach gemachte Entdeckung sein, dass genetische Funktionszustände mit reversiblen Veränderungen der Chromosomenstruktur korreliert sein können. Solche Zusammenhänge sind schon recht früh erkannt worden. So hat z.B. Emil Heitz im Jahre 1929 beobachtet, dass sich die Grundsubstanz der Chromosomen, das sog. „Chromatin", im mitotischen Phasenwechsel nicht einheitlich verhält. Ein Teil des Chromatins nämlich macht die telophasische Strukturauflockerung nicht mit, sondern bleibt kompakt aufspiralisiert und ist dann im Interphasekern als stark färbbares, dichtes „Chromozentrum" sichtbar. Heitz hat diesen Teil des Chromatins als „Heterochromatin" bezeichnet und dem normalen „Euchromatin" gegenübergestellt. Heitz selbst konnte bereits feststellen, dass es nicht dem Zufall überlassen ist, wenn sich Chromatin heterochromatisch verhält, sondern dass bestimmte Chromosomenabschnitte oder definierte Chromosomen sich so verhalten. Im Falle von *Drosophila melanogaster* beispielsweise sind die Kineto-

chorbereiche der Autosomen, das proximale Drittel des X-Chromosoms und das Y-Chromosom heterochromatisch.

Bei *D. melanogaster* ist neben dem auffallenden Unterschied im cytologischen Verhalten auch im genetischen Experiment eine sehr charakteristische Verschiedenheit zwischen dem Eu- und dem Heterochromatin gefunden worden. Nie nämlich wurden in den heterochromatischen Chromosomenabschnitten Mendelfaktoren lokalisiert. Auf den Genkarten der Chromosomen von *Drosophila*, die auf der Basis des Austauschs von gekoppelten Merkmalen erstellt wurden, erschienen die heterochromatischen Abschnitte, z.B. vom X-Chromosom ein ganzes Drittel, überhaupt nicht *(Abb. 1)*. Weiter hat sich herausgestellt, dass Defizienzen im Heterochromatin im Gegensatz zu Defizienzen im Euchromatin ohne weiteres toleriert werden und in der Regel weder zu einer Verschlechterung der Vitalität noch überhaupt zu einer Änderung des Phänotyps führen. Heterochromatische Abschnitte der mitotischen Chromosomen beteiligen sich schliesslich nur unwesentlich am Aufbau von polytänen Chromosomen. Die quergestreiften Abschnitte, die für die polytänen Chromosomen so typisch sind, lassen sich allein auf die euchromatischen Teile des mitotischen Chromosomensatzes zurückführen *(Abb. 1)*. Die recht grossen Heterochromatinbereiche bilden in den polytänen Chromosomen relativ kleine und amorph verklumpte Teile. Solche Befunde führten zu der Hypothese von der „genetischen Inertness des Heterochromatins". Es wurden hier zum ersten Mal im Lichtmikroskop sichtbare morphologische Eigenschaften des Chromatins mit genetischen Funktionen in Zusammenhang gebracht.

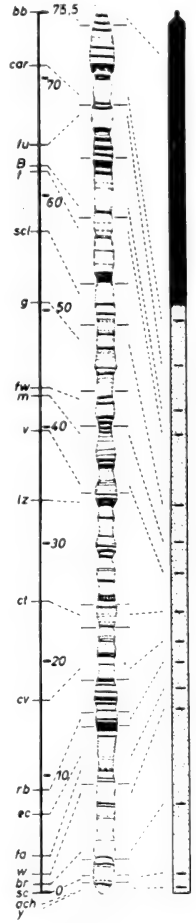


ABB. 1.

X-Chromosom von *Drosophila melanogaster*. Links, Austauschkarte; mitte, Querscheibenkarte des polytänen Chromosoms; rechts, Mitosechromosom. — Nach A. Hannah-Alava.

Diese Hypothese hat aber schon bald in ihrer primären strengen Formulierung eingeschränkt werden müssen, denn mehr und mehr wurden auch genetische Aktivitäten des Heterochromatins gefunden. Zum Beispiel werden gewisse quantitativen Eigenschaften (wie die Grösse einzelner Organe, die Wachstumsgeschwindigkeit, das Körpergewicht usw.) von Faktoren beeinflusst, die sich oft im Heterochromatin lokalisieren lassen (sog. „Polygene" nach MATHER, 1941). Sehr viel direktere genetische Effekte des Heterochromatins wurden in bestimmten Arten des genetischen Positionseffekts gefunden (sog. Variegation-Effekte), die vom Heterochromatin ausserdem auch noch sehr stark modifiziert werden

(LEWIS, 1950; BAKER, 1968). Schliesslich wurde auch noch gefunden, dass in heterochromatischen Chromosomen häufig besondere Fertilitätsfaktoren lokalisiert sind. Bekannt geworden ist das vor allem bei *Drosophila melanogaster*, dessen heterochromatisches Y-Chromosom keine Mendelfaktoren enthält, so dass in Männchen sein Fehlen oder in Weibchen seine zusätzliche Anwesenheit in der Regel weder Phänotyp noch Vitalität beeinflusst. Männchen ohne Y-Chromosom sind aber steril (BRIDGES, 1916). Es sind bis jetzt sieben verschiedene Fertilitätsfaktoren im Y-Chromosom identifiziert worden, die für einen normalen Verlauf der Spermiogenese essentiell sind (STERN, 1927; 1929; BROSSEAU, 1960). Bei einer Reihe ganz verschiedenartiger Organismen hat man im Prinzip ganz ähnliche Erscheinungen entdeckt. So gibt es z.B. nicht selten sogenannte „keimbahnbegrenzte Chromosomen" oder Teile von Chromosomen, die während der Embryonalentwicklung in den prospektiven Somazellen eliminiert werden und nur in der Keimbahn erhalten bleiben (siehe z.B. GEYER-DUSZYNSKA, 1966). In der Regel verhalten sich solche Teile des Chromosomensatzes heterochromatisch. Bei manchen Objekten kann man experimentell erreichen, dass die Elimination in allen Zellen erfolgt, so dass Individuen ganz ohne dieses Material entstehen. Diese entwickeln sich zunächst in jeder Hinsicht normal, was zeigt, dass das eliminierte genetische Material für Entwicklung und Lebensfähigkeit nicht essentiell ist. Fast immer aber bleiben solche Tiere steril, was die genetische Bedeutung des eliminierten heterochromatischen Materials für die Keimzellbildung belegt.

Alle diese Befunde zeigen, dass das Heterochromatin genetisch nicht inert sein kann. Die alte Hypothese von der genetischen Inertness muss aber heute noch viel weiter eingeschränkt werden. Bestimmte euchromatische Chromosomen werden nämlich regelmässig heterochromatisiert und die Heterochromatisierung kann auch wieder rückgängig gemacht werden. Die Chromosomen entfalten danach wieder ihre normale genetische Aktivität. Sehr genau sind solche Vorgänge beispielsweise bei gewissen Schildläusen analysiert (BROWN, 1966). Im Blastulastadium wird in denjenigen Individuen, die sich zu Männchen entwickeln, der väterliche Chromosomensatz heterochromatisiert. In bestimmten Fällen ist die Heterochromatisierung reversibel. Das Chromatin kann also sowohl im euchromatischen wie auch im heterochromatischen Zustand erscheinen. Interessanter Weise hat sich in diesen Fällen in guter Parallele zu der alten Hypothese über das Heterochromatin herausgestellt, dass das genetische Material, so lange es sich im heterochromatischen Zustand befindet, inaktiv ist. Die Männchen der Schildläuse sind somit „physiologisch haploid", und sie zeigen niemals vom Vater ererbte Eigenschaften. Die Töchter, in deren Zellen die Heterochromatisierung des väterlichen Chromosomensatzes unterbleibt, zeigen dagegen sehr wohl Eigenschaften, die sie vom Vater geerbt haben. Dominante Letalfaktoren, im Vater durch Röntgenbestrahlung induziert, werden in den Söhnen nicht manifest, wohl aber in den Töchtern.

Prinzipiell das gleiche findet man bei den Säugetieren. Nach einer viel beachteten und diskutierten Hypothese wird regelmässig in den Zellen von weiblichen Individuen das zweite X-Chromosom und auch alle gelegentlich anormaler Weise vorhandenen überzähligen X-Chromosomen im Laufe der Embryonalentwicklung heterochromatisiert. In allen Säugetier-Zellen ist immer nur ein einziges euchromatisches X-Chromosom vorhanden (LYON, 1961, 1962; RUSSEL, 1964). In den Weibchen werden deshalb immer nur die geschlechtsgebundenen Faktoren phänotypisch manifest, die auf einem der beiden X-Chromosomen liegen. Da im Normalfall die Heterochromatisierung eines der beiden X-Chromosomen in der Embryonalentwicklung zufallsmässig bald das eine, bald das andere X-Chromosom in den vielen Zellen des schon weit entwickelten Keims betrifft, findet man für heterozygote Faktoren häufig eine phänotypische Scheckung. Also auch hier wird eine funktionelle Inaktivierung des genetischen Materials im heterochromatisierten Chromosom beobachtet.

Nach diesen Beobachtungen scheint zwischen Eu- und Heterochromatin kein prinzipieller Unterschied zu bestehen, vielmehr kann man annehmen, dass es sich um verschiedene Zustandsformen der gleichen Grundstruktur handelt. Mit Einschränkungen können wir die alte Heterochromatin-Hypothese neu formulieren: Der charakteristische Unterschied zwischen den beiden Erscheinungsformen des Chromatins besteht darin, dass im Heterochromatin das genetische Material für die normalen genetischen Regulierungsprozesse inkompetent ist und blockiert bleibt. Die Blockierung ist aber reversibel, und kann durch eine Überführung des Heterochromatins in den euchromatischen Zustand vollkommen rückgängig gemacht werden. Allerdings ist nicht bekannt, ob es vielleicht auch Heterochromatin gibt, das nicht euchromatisiert werden kann und das dann doch auch grundsätzlich vom Euchromatin verschieden wäre. Diese Frage ist zur Zeit nicht zu beantworten, weil über die molekularen Grundlagen des Unterschieds zwischen Eu- und Heterochromatin überhaupt noch nichts bekannt ist. Der einzige, bei sehr unterschiedlichem Material immer wieder gefundene charakteristische physiologische Unterschied zwischen Eu- und Heterochromatin ist, neben den beschriebenen Unterschieden im genetischen Verhalten, eine phasenverschobene, verspätete Replikation der DNS des Heterochromatins im mitotischen Zyklus (LIMA-DE-FARIA, 1959; HSU, SCHMIDT und STUBBLEFIELD, 1964; sowie viele andere, vergl. z.B. GERMAN, 1966).

III. Polytäne Chromosomen

Den wohl bekanntesten Fall von reversiblen Veränderungen der Chromosomenstruktur, die in Zusammenhang stehen mit der Aktivität von Genen, findet man bei den polytänen Chromosomen der Dipteren. Die typischste Eigenschaft der polytänen Chromosomen ist ihre Gliederung in Querscheiben, die

ausserordentlich konstant und artspezifisch ist. Jede einzelne Art und jedes Chromosom ist durch sein typisches Querscheibenmuster eindeutig charakterisiert. Die Konstanz und Spezifität des Bandenmusters entspricht der differentiellen Verteilung der DNS in den Chromosomen und wird deshalb als eine

ABB. 2.

Polytäne Chromosomen aus Kernen von Speicheldrüsenzellen. a) Von *Drosophila melanogaster*, mit einigen besonders deutlichen Puffs (P); b) Chromosom IV von *Chironomus tentans* mit Balbiani-Ringen (B). — Phasenkontrastaufnahmen von H. J. Becker (a) und W. Beermann (b) von gefärbten Quetschpräparaten.

Reflexion der Konstanz und Artspezifität des genetischen Materials angesehen *(Abb. 11)* (Zusammenfassung: BEERMANN, 1962).

Dem konstanten Muster ist ein variables überlagert: an zahlreichen, aber ständig wechselnden Stellen der Chromosomen werden lokale Strukturauflockerungen gefunden (BRIDGES, 1937; POULSON und METZ, 1938). Diese lokalen Aufschwellungen sind als „Puffs" beschrieben worden *(Abb. 2a)*. In einigen Dipteren-Species können sich einige Regionen der Chromosomen ganz besonders stark entspiralisieren. Dabei entstehen grosse Auflockerungszonen, die wie Ringwülste

das Chromosom umgreifen. Diese Strukturen werden als „Balbiani-Ringe" bezeichnet *(Abb. 2b)*. Sie sind nichts anderes als besonders grosse Puffs.

Obwohl bereits POULSON und METZ gesehen hatten, dass das Puffing sehr stark variiert, wurde erst in den letzten Jahren erkannt, dass in dieser Variabilität

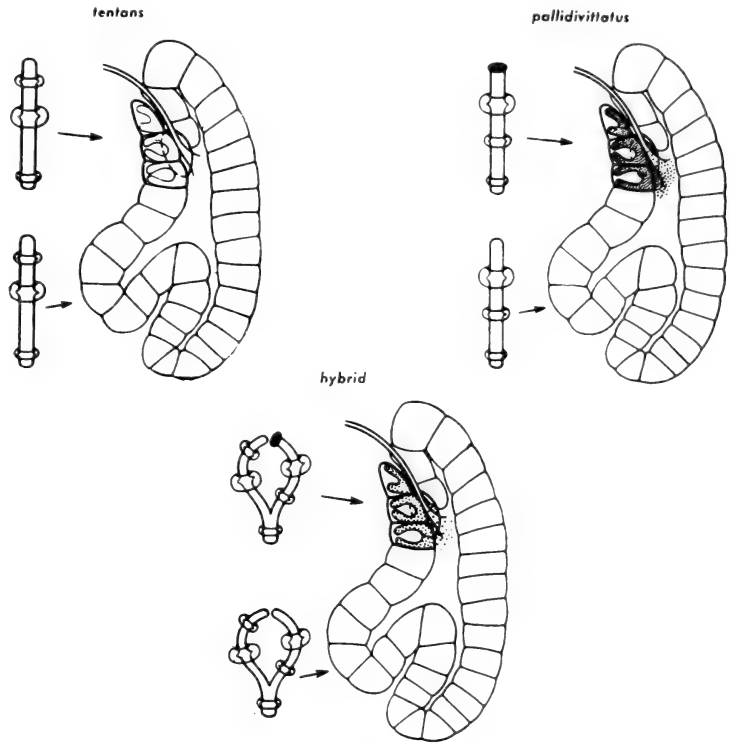


ABB. 3.

Muster der Balbiani-Ringe in funktionell verschiedenen Abschnitten der Speicheldrüse von *Chironomus tentans*, *Ch. pallidivittatus* und deren Artbastard. Abhängigkeit der Bildung eines granulären „Sonderzellen-speichels" von der Ausbildung eines bestimmten Balbiani-Rings. Nach W. Beermann.

eine strenge Gesetzmässigkeit herrscht (BEERMANN, 1952; MECHELKE, 1953; PAVAN und BREUER, 1955; BECKER, 1959). Es wurde nämlich gefunden, dass zwischen dem Muster der gepufften Regionen und dem Differenzierungszustand sowie dem Entwicklungsstadium einer Zelle eine feste Korrelation besteht. Das Muster der gepufften Regionen zeigt also eine ausgesprochene Differenzierungs- und Entwicklungsspezifität. BEERMANN hat aus dieser Beobachtung den Schluss gezogen, dass das variierende Puffmuster die phänotypische Manifestation der ebenfalls zell- und stadienspezifischen differentiellen Genaktivität sein könnte.

Diese Annahme enthält das Postulat, dass in den polytänen Chromosomen die Loci von aktiven Genen durch das Puffing markiert sind. Diese Annahme konnte dann in der Folgezeit sehr eindrucksvoll und vielfältig bestätigt werden und ist heute allgemein anerkannt. Beispielsweise ist von BEERMANN (1961) ein kausaler Zusammenhang zwischen der charakteristischen Eigenschaft einer spezialisierten Zelle und der Bildung eines Balbiani-Rings an einem ganz bestimmten Locus aufgezeigt worden *(Abb. 3)*. Es handelt sich um die sogenannten Sonderzellen in den Speicheldrüsen von *Chironomus*, die bei manchen Arten durch ein spezielles Speichelsekret mit zahlreichen typischen Granula ausgezeichnet sind. Nur in den Zellen, die dieses Granulasekret produzieren, findet man an einer bestimmten Stelle im Genom einen Balbianiring und sein Vorhandensein ist mit der Bildung der Granula gekoppelt. Damit war zum ersten Mal die Existenz einer Korrelation zwischen dem Puffing eines definierten Chromosomenortes und der Expression einer spezifischen Zelleigentümlichkeit gefunden worden. Ein sehr ähnlicher Fall ist später von *Agricotopus lucidus* beschrieben worden (BAUDISCH und PANITZ, 1968).

Nach diesen ersten Befunden durfte man annehmen, dass die Puffs und Balbianiringe keine „Mutationen" darstellen, sondern reversible funktionelle Modifikationen der Chromosomenstruktur sind. Der modifikative Charakter der beobachteten Variabilität wird ja bereits aus ihrer vollständigen Reversibilität klar. Nicht nur die Puffs, sondern sogar die Balbianiringe können vollständig zurückgebildet werden. Nach der Rückbildung findet man an den entsprechenden Stellen normale Querscheiben.

Nach der BEERMANN'schen Hypothese entstehen die Puffs an den Loci aktiver Gene. Das müsste sich direkt nachweisen lassen, denn genetische Aktivität bedeutet biochemisch Synthese von RNS. Tatsächlich erhält man nach Inkubation mit tritiiertem Uridin, einer spezifischen RNS-Vorstufe, schon nach kurzer Zeit in autoradiografischen Präparaten eine selektive Markierung über den gepufften Chromosomenloci *(Abb. 4)* (PELLING, 1959; 1964). Mit gewissen Einschränkungen ist der Grad der Entspiralisierung in den gepufften Regionen mit der lokalen Syntheserate von RNS korreliert. Die autoradiografischen Präparate erlauben ausserdem den Schluss, dass die Umsatzrate für RNS in den gepufften Regionen verhältnismässig hoch ist. Nach einiger Zeit scheint die RNS aus den Puffs abzuwandern. Nach kurzer Inkubation sind zunächst nur die Puffregionen markiert, nach längerer Inkubationszeit dagegen auch das Cytoplasma. Man kann daraus schliessen, dass die in den Puffs synthetisierte RNS ins Cytoplasma gelangt.

Mit Actinomycin, einem Antibiotikum, das sehr spezifisch Komplexe mit DNS bildet und dadurch die DNS-abhängige RNS-Synthese blockiert, kann man den Einbau von tritiiertem Uridin in die Puffs sofort verhindern. Sehr häufig ist die Blockierung der RNS-Synthese mit einer Rückbildung der Puffs verbunden,

ein weiterer recht eindrucksvoller Hinweis für den Zusammenhang zwischen Puffbildung und genetischer Aktivität.

Neben der Organspezifität des Puffmusters beobachtet man auch eine deutliche Entwicklungsspezifität. Das charakteristische Puffmuster jedes Zelltyps variiert also noch in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium. Wenn man das Puffing einer grossen Anzahl von Loci in vielen verschiedenen Organen und

Abb. 4.

Polytänes Chromosom I von *Chironomus tentans*. Selektive Markierung der Puffs durch tritiiertes Uridin. Phasenkontrastaufnahme einer Autoradiografie von C. Pelling.

Entwicklungsabschnitten verfolgt, findet man ein ganz unterschiedliches Aktivitätsspektrum für die einzelnen Loci. Nur einige wenige Puffs sind streng für ein ganz bestimmtes differenziertes Gewebe spezifisch. Man kann annehmen, dass die Gene in diesen Loci eine Funktion kontrollieren, die für ihren Zelltyp charakteristisch ist. Andere, ebenfalls recht seltene Puffs sind für ein ganz bestimmtes Entwicklungsstadium spezifisch. Sie entstehen sehr wahrscheinlich an den Loci von solchen Genen, die bestimmte Entwicklungsprozesse dirigieren. Die meisten Loci dagegen bilden mehr oder weniger häufig in vielen oder allen Zelltypen Puffs und ihr Auftreten ist nicht erkennbar mit einem bestimmten Entwicklungsstadium korreliert. Von ihnen kann man annehmen, dass sie Gene repräsentieren, die allgemeine Funktionen im Zellstoffwechsel kontrollieren und deshalb in allen Zellarten und zu jeder Zeit aktiv sein können.

Die Stadienspezifität des Puffmusters ist bei mehreren Arten ausführlich untersucht worden (u.a. *Drosophila melanogaster:* BECKER, 1959; *Chironomus:* CLEVER, 1962, 1963, 1964; *Drosophila hydei:* BERENDES et al., 1965). Besonders drastische entwicklungsspezifische Änderungen im Puffmuster hat man in den Metamorphosestadien gefunden (siehe auch BEERMANN, 1952; MECHELKE, 1953; GABRUSEWYCZ-GARCIA, 1964; BREUER und PAVAN, 1955; ASHBURNER, 1967). Der Beginn einer Häutung kann als erstes durch Änderungen des Puffmusters bemerkt werden. Ferner kann man dabei am Puffmuster nicht nur erkennen, dass demnächst eine Häutung eingeleitet wird, sondern man kann auch den Typ der kommenden Häutung ablesen. Während nämlich einige der entwicklungsspezifischen Puffs regelmässig vor jeder Häutung erscheinen, gibt es andere Loci, die entweder nur vor einer Larven- oder nur vor einer Puppenhäutung einen Puff entwickeln.

Die postembryonale Entwicklung der Insekten wird von einem System mit mindestens zwei Hormonen gesteuert. Ecdyson, das Hormon der Prothoraxdrüse, induziert ganz allgemein Häutungen. Das Hormon der Corpora allata, das sog. Juvenilhormon, entscheidet dagegen über die Art der vom Ecdyson induzierten Häutung. Ein hoher Juvenilhormon-Titer in der Hämolymphe bewirkt, dass eine Häutung als Larvenhäutung abläuft; ist die Hormonkonzentration dagegen unter einem bestimmten Schwellenwert, dann wird die folgende Häutung zur Puppenhäutung. Man kann Tiere, die nach ihrem Entwicklungszustand noch nicht häutungsbereit sind, durch eine Injektion von Ecdyson vorzeitig zu einer Häutung bringen. Die erste erkennbare Wirkung nach einer Hormoninjektion ist dabei eine spezifische Änderung des Puffmusters in den polytänen Chromosomen (CLEVER und KARLSON, 1960; CLEVER, 1961; BERENDES, 1967). Es ensteht das gleiche Puffmuster, das man normaler Weise in älteren Tieren in den Vorstadien einer Häutung beobachtet. Die Auslösung der Häutung durch Ecdyson erfolgt also über eine Einwirkung auf die Aktivität von Genen.

Der Primäreffekt des Hormons ist noch immer nicht bekannt. Es konnte insbesondere bisher nicht bewiesen werden, dass das Ecdyson direkt mit den von ihm beeinflussten Loci reagiert. Falls es indirekt wirkt, sollte der Umweg nicht allzu gross sein, denn die Chromosomen reagieren sehr schnell und recht empfindlich auf Änderungen der Ecdyson-Konzentration. Die Induktion von Puffs durch Ecdyson ist auch unabhängig von einer Neusynthese von Protein. Schritte, die eine Proteinsynthese erfordern, können also nicht zwischengeschaltet sein. Bei *Chironomus* erscheinen kurz nach der Injektion des Hormons zunächst zwei Puffs, einige Zeit später dann eine ganze Reihe weiterer („Folge-") Puffs. Im Gegensatz zu den Primärpuffs kann das Auftreten der Folgepuffs durch Actinomycin und Puromycin verhindert werden (CLEVER, 1964). Ihr Erscheinen scheint also von der Genfunktion in den Primärpuffs abzuhängen. Bei *Drosophila hydei* verursacht Ecdyson ebenfalls komplizierte Veränderungen im Puffspektrum

(BERENDES, 1967). Im ersten Schritt erscheinen drei Puffs ganz neu, zwölf Puffs zeigen einen drastischen Anstieg ihrer Aktivität, sechs Puffs haben einen geringeren Aktivitätsanstieg, zwölf Puffs zeigen eine Aktivitätsverminderung. Im nächsten Schritt erscheinen vier bis sechs Stunden nach der Injektion weitere fünf neue Puffs. Es ist dann ein Puffmuster entstanden, das mit demjenigen identisch ist, das in der Normalentwicklung etwa sechs Stunden vor der Puparium-bildung beobachtet wird.

Der Mechanismus des Puffing ist immer noch sehr unklar. Formell könnte man zunächst annehmen, dass zwischen der strukturellen Auflockerung in den gepufften Regionen und dem Ablauf der RNS-Synthese ein direkter Zusammenhang besteht. Dies erscheint wahrscheinlich, weil einerseits alle gepufften Regionen Einbau von Uridin zeigen und andererseits die Puffs nach Blockierung der RNS-Synthese mit Actinomycin zurückgebildet werden. Es hat sich aber herausgestellt, dass eine solche Korrelation zwar häufig verwirklicht, aber nicht unbedingt zwingend gegeben ist. Man kann z.B. durch sehr hohe Dosen von Actinomycin die RNS-Synthese vollständig blockieren und dabei die gepufften Regionen quasi einfrieren, so dass sie morphologisch unverändert bleiben (BEERMANN, 1966). Weiterhin kann man durch gleichzeitige Injektion von Ecdyson und Actinomycin die Ecdyson-spezifischen Puffs induzieren, ohne dass gleichzeitig an den gepufften Loci eine RNS-Synthese einsetzt (BERENDES, 1968). Sehr charakteristisch für die Entstehung eines Puffs ist immer das Erscheinen eines typischen sauren Proteins. Es wird in gepufften Regionen angehäuft und kann mit spezifischen Färbemethoden dort regelmässig nachgewiesen werden. Es handelt sich dabei nicht um neusynthetisiertes, sondern um in der Zelle bereits vorgebildetes Protein, denn das Puffing wird durch eine Blockierung der Proteinsynthese, etwa mit Puromycin oder Actidion, nicht verhindert (CLEVER und ROMBAL, 1966).

Die Prozesse in den gepufften, genetisch aktiven Loci scheinen von sehr komplizierter Natur zu sein. Es liegen bereits die ersten Untersuchungen zur Charakterisierung der RNS, die in den Puffs synthetisiert wird, vor (EDSTRÖM und DANEHOLT, 1967; PELLING, unveröffentl.). Es wurden RNS-Fraktionen aus isolierten Chromosomen von *Chironomus tentans* mittels der Methode der Dichtegradienten-Zentrifugation analysiert. Bei der recht mühsamen Präparation kann man die Chromosomen II + III, Chromosom I und Chromosom IV aufgrund deutlicher Merkmale trennen. Die Chromosomen II und III besitzen neben einer grösseren Anzahl Puffs jedes einen Nukleolus. Chromosom I wird durch seine Länge identifiziert. Es besitzt ebenfalls zahlreiche Puffs, aber keinen Nukleolus. Chromosom IV schliesslich ist das kleinste im Chromosomensatz und dadurch leicht zu identifizieren. Typisch für es sind ausser einer kleineren Anzahl Puffs die drei grossen Balbiani-Ringe. Die RNS-Fraktionen aus diesen drei Quellen weisen tatsächlich typische Unterschiede auf. Der wohl wichtigste Befund dieser Untersuchungen ist das Auffinden einer Species von RNS-Molekülen, die

besonders gross sind. Vermutlich entstehen in den Puffs als erstes besonders grosse RNS-Moleküle. Noch am Ort ihrer Entstehung werden sie in ziemlich komplizierter und längst noch nicht in den Einzelheiten bekannter Weise um- und abgebaut. Es finden offenbar auch Reaktionen mit Proteinen und anderen RNS-Sorten in den Puffs statt. Interessant sind auch einige Unterschiede in den Resultaten der beiden Arbeitsgruppen, die wahrscheinlich darauf beruhen, dass EDSTRÖM und DANEHOLT isolierte Kerne *in vitro* inkubierten, während PELLING *in vivo* arbeitete. Man kann daraus schliessen, dass die komplizierten Umbauprozesse der neusynthetisierten RNS am Ort ihrer Entstehung sehr milieuempfindlich sind. Im Prinzip sind diese Resultate sehr ähnlich denen, die von SCHERRER und Mitarbeitern (1966) erhalten worden sind. In diesen Experimenten waren in den Kernen von Enten-Erythrocyten ebenfalls grosse RNS-Moleküle gefunden worden, die zwischen 40 und 50 s sedimentieren. Die Moleküle sind sogar im Elektronenmikroskop dargestellt worden. Ihre Länge betrug etwa 5 μm. Ein RNS-Molekül dieser Länge hat etwa 20 000 Nukleotide und könnte damit also rund 7 000 Aminosäuren codieren, genug für eine ganze Serie von Proteinen. Es ist bis jetzt noch nicht bekannt, ob es sich bei dem (vielleicht ganz allgemein vorkommenden) riesigen Primärprodukt der genetischen Aktivität etwa um einen polycistronischen Messenger handelt, der noch *in situ* in gleichartige oder verschiedenartige Translationseinheiten unterteilt wird, ober ob ein grosser Teil des Primärprodukts vielleicht gar nicht in Protein übersetzt wird. Falls das letztere zuträfe, würde sich die weitere Frage stellen, was der biologische Sinn der anderen Molekülteile ist. (Es ist natürlich auch noch nicht auszuschliessen, dass ein nicht übersetzbarer RNS-Anteil, falls es ihn gibt, überhaupt keine Funktion hat). Neuerdings mehren sich auch Hinweise dafür, dass eine Fraktion der ribosomalen RNS ebenfalls in den gepufften Regionen vorkommt (PELLING, unveröffentl., zit. nach BEERMANN, 1966). Auch diese Moleküle können bei der Transformation der Puff-RNS beteiligt sein. Tatsächlich gibt es auch schon aus anderen Untersuchungen Hinweise für eine Beteiligung der ribosomalen RNS am Transfer der Messenger-RNS vom Ort ihrer Synthese im Chromosom zum Ort ihrer Translation in Protein im Cytoplasma (vergl. z.B. PENMAN, 1969). Natürlich ist unter solchen Umständen zu erwarten, dass auf den verschiedenen Ebenen dieser Prozesse jeweils Regulationsmechanismen angreifen können. Der Transfer der genetischen Information stellt sich damit bei den höheren Organismen als ein sehr viel komplizierterer Vorgang dar, als man in Analogie zu den Befunden an Bakterien und Viren zunächst vermutet hatte.

Am Ende dieses Abschnitts soll noch darauf hingewiesen werden, dass bestimmte Puffs in den polytänen Chromosomen der Sciaridae eine sehr bemerkenswerte Eigenschaft haben. Dort gibt es nämlich neben den normalen RNS-Puffs einen Typ, des grössere Mengen von Feulgen-positivem Material anhäuft. Ganz entsprechend findet man in Autoradiografien in diesen Regionen einen

Einbau von tritiiertem Thymidin, das ja bekanntlich eine recht spezifische Vorstufe für DNS ist. Dieser Spezialtyp, der im allgemein erst in der Metamorphose aktiv wird, ist unter der Bezeichnung „DNS-Puff" bekannt geworden (BREUER und PAVAN, 1956; GABRUSEWYCZ-GARCIA, 1964; MATTINGLY und PARKER, 1968). Nach den Messungen von RUDKIN und CORLETTE (1957) findet in solchen Loci eine Vermehrung von DNS statt, die von den normalen Replikationsschritten unabhängig ist. Wenn man den DNS-Anstieg in einer Region misst, die etwa einer einzigen Querscheibe entspricht, bilden die Absorptionswerte eine geometrische Reihe. Die Extra-DNS wird also zwar lokal, aber doch durch komplette Replikationszyklen von Replikationseinheiten gebildet (CROUSE und KEYL, 1968). Ganz ähnliche Erscheinungen hat man in den Oocytenkernen einiger Arten gefunden, wo in den Nukleolenbildungsorten ebenfalls eine lokale, asynchrone DNS-Replikation stattfindet (vergl. Abschnitt über die Nukleolen).

IV. LAMPENBÜRSTEN-SCHLEIFEN

Ein weiterer, sehr viel weniger bekannter Typ einer funktionellen Modifikation der Chromosomenstruktur stellen die Schleifen der sog. „Lampenbürstenchromosomen" dar. Als Lampenbürsten bezeichnet man einen recht eigenartigen Zustand, in dem die Chromosomen mancher Organismen in ganz bestimmten Stadien der meiotischen Prophase angetroffen werden. Am eindrucksvollsten sind Lampenbürstenchromosomen in Oocytenkernen von vielen Amphibien-Arten ausgebildet (Abb. 5). Man hat sie aber auch in den Oocytenkernen einer Reihe anderer Wirbeltiere und auch bei Wirbellosen gefunden (CALLAN, 1957, 1963), so z.B. in den letzten Jahren bei vielen Insektenarten (KUNZ, 1967*a*, *b*; BIER, KUNZ und RIBBERT, 1967). Gelegentlich entspiralisieren sich in den Spermatocytenkernen vieler Tierarten die Chromosomen nach einer Periode der kontinuierlichen Kondensation plötzlich wieder sehr stark. An den dann sehr diffusen und deshalb oft nur schlecht sichtbaren Chromosomen bemerkt man häufig fibrillenartige Anhänge, die von der Chromosomenachse nach aussen wegzugehen scheinen. Das lässt vermuten, dass sich die Chromosomen auch hier in einer Lampenbürstenphase befinden. Experimentell nachgewiesen ist die Existenz typischer Lampenbürstenchromosomen in den Spermatocytenkernen von *Drosophila*-Arten (HESS und MEYER, 1968) (Zusammenfassungen über Lampenbürstenchromosomen: CALLAN, 1963; HESS, im Druck).

Typisch ist für die Lampenbürstenchromosomen die Bildung von seitlichen, spiegelbildlich identischen Schleifenpaaren. In vielen Fällen werden in der Lampenbürstenphase von einem einzigen Chromosom mehrere Hundert solcher Schleifenpaare entwickelt. Dadurch entsteht das eigenartige Aussehen, das diesem Stadium seinen Namen eingebracht hat (Abb. 5, 6*a*). Alle im Zusammenhang mit der Lampenbürstenphase am Chromosom entstehenden strukturellen Veränderungen

sind vollständig reversibel. Da Lampenbürstenchromosomen immer nur im Pachytän bzw. Diplotän, also in einem postsynaptischen Stadium der Meiose auftreten, liegen sie in der Regel als bivalente Paarungsverbände vor, in denen homologe Partner durch Chiasmata miteinander verbunden sind. Eine Ausnahme davon macht das Y-Chromosom von *Drosophila*, das in Spermatocytenkernen als univalentes Lampenbürstenchromosom auftritt. Die Lampenbürstenphase ist, verglichen mit den anderen Stadien der Meiose, besonders lang; sie dauert

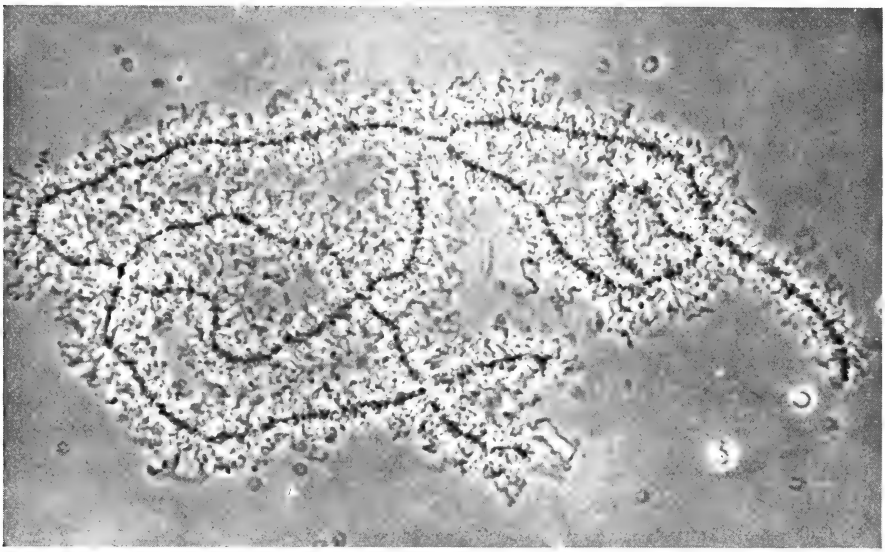


ABB. 5.

Lampenbürstenchromosomen (-Bivalent) aus einem Oocytenkern von *Triturus cristatus*. — Phasenkontrastaufnahme eines Lebendpräparats von J. G. Gall.

beispielsweise bei den einheimischen Molchen sieben bis neun Monate, unter Umständen sogar länger als ein Jahr. Am Ende dieser Phase werden alle Scheifenstrukturen zurückgebildet und die Chromosomen nehmen wieder ihre normale Form an, bevor sie in die Metaphase I eintreten.

Die Lampenbürstenchromosomen in den Oocytenkernen von Amphibien können eine Länge von mehr als 1 mm erreichen. Sie sind somit teilweise grösser als die polytänen Chromosomen der Dipteren. Die haploid zwölf Chromosomen von *Triturus cristatus* haben zusammen etwa 5000 Schleifenpaare. Jede einzelne Schleife hat einen Umfang von 10 bis 30 μm. Typischer Weise können sich die Lampenbürstenchromosomen unter mechanischem Zug ausdehnen, und zwar bis auf etwa das Zweieinhalbfache ihrer ursprünglichen Länge (Abb. 6*b*). Durch die mechanische Dehnung wird die Untergliederung der Chromosomen in Chromo-

meren und Interchromomeren deutlich. Wie man dann sieht, haben die seitlichen Schleifenpaare alle in Chromomeren ihren Ursprung und andererseits scheinen alle Chromomeren in dieser Phase seitliche Schleifenpaare zu tragen.

Die einzelnen Schleifenpaare sind in der Länge und im Bau ihrer Matrix verschieden (Abb. 6*a*, *b*). Derartige Eigenschaften haben sich als locus-spezifisch

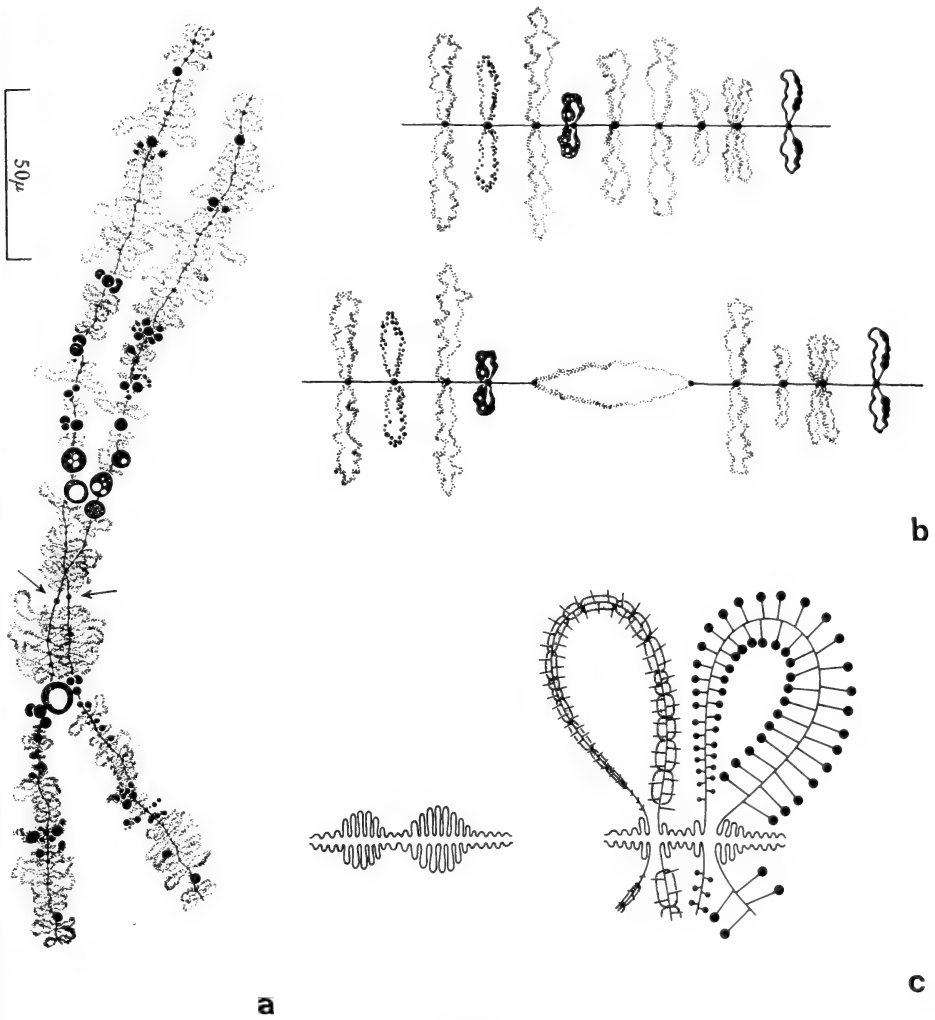


ABB. 6.

Organisation der Lampenbürstenchromosomen. a) Lampenbürstenbivalent von *Triturus cristatus:* Morphologie der Schleifenpaare (Pfeil markiert den Kinetochor); b) Teil eines Lampenbürstenchromosoms, oben Streckung der interchromomeren Abschnitte nach mechanischer Dehnung, unten „achsialer Bruch"; c) Bildung von Schleifenpaaren aus Chromomeren (links) durch Ausfaltung von DNS und Anlagerung von schleifenspezifischen Ribonukleoproteiden (rechts). — a) und b) nach H. G. Callan, c) nach O. Hess.

und als konstant vererbbar erwiesen. Jedes einzelne Lampenbürstenchromosom kann deshalb an seinem spezifischen Schleifenmuster identifiziert werden. Bei stärkerer Vergrösserung erkennt man, dass die Schleifen eine zentrale Achse haben, von der zahlreiche feine Fibrillen radial abstehen (Abb. 6*c*). Zwischen die radialen Fibrillen kann weiteres Matrixmaterial eingelagert werden. Art und Menge des eingelagerten Materials bestimmen die spezifische Form jeder einzelnen Schleife. Die Schleifen sind assymmetrisch: Jedes Schleifenpaar hat an seinem chromomerischen Ursprung ein dünnes und ein dickes Ende. Diese Polarität ist auf den beiden Seiten eines Schleifenpaars gleichsinnig.

Bei starker mechanischer Dehnung zerreissen die Lampenbürstenchromosomen. Dabei erfolgen die Brüche stets trans-chromomerisch, das heisst innerhalb eines Chromomers in einer Weise, dass die beiden Chromosomenfragmente durch eine nunmehr geöffnete Doppelschleife miteinander verbunden bleiben (Abb. 6*b*). Diese für die Lampenbürstenchromosomen sehr charakteristischen sog. „achsialen Brüche" zeigen, dass die schleifenbildenden Chromomeren nicht nur in die von den beiden Chromatiden gebildeten rechten und linken Hälften unterteilt sind, sondern dass ausserdem jede Hälfte noch aus einem vorderen und einem hinteren Teil besteht, zwischen denen die seitliche Schleife ausgefaltet ist (Abb. 6*c*).

Histochemische Reaktionen und Behandlungen mit Enzymen geben weiteren Aufschluss über den Bau der Schleifen. Die Matrix der Schleifen besteht aus Proteinen und RNS. Sie gibt die entsprechenden Reaktionen und wird von Trypsin, Pepsin, Chymotrypsin und RNase abgebaut. Die Schleifenachse bleibt dabei aber erhalten. Von DNase wird dagegen die Matrix nicht angegriffen, aber die Achse wird rasch fragmentiert. Nach kinetischen Untersuchungen der Fragmentation der Schleifenachse unter Einwirkung von DNase enthält die Schleifenachse nur eine einzige DNS-Doppelhelix (Gall, 1963).

Diese Befunde lassen sich zu einem Modell vereinigen, das alle beobachteten Tatsachen gut zu erklären vermag. Das Modell postuliert für die Lampenbürstenschleifen eine Achse aus DNS, die in der entsprechenden Phase von den Halbchromomeren der Chromatiden seitlich ausgefaltet wird. An diese primär mikroskopisch nicht sichtbare Achse werden Proteine und RNS angelagert, so dass die im Mikroskop sichtbaren Strukturen entstehen. Die angelagerten Substanzen bestimmen die Morphologie der einzelnen Schleifenpaare (Abb. 6*c*).

Wenn man Oocytenkerne mit tritiiertem Uridin inkubiert, erhält man in autoradiografischen Präparaten eine selektive Markierung der Lampenbürstenschleifen (Gall und Callan, 1962) (Abb. 7). Die interchromomeren Abschnitte scheinen dagegen nicht markiert zu werden. Auch in diesem Falle steht also die mit der Entfaltung von Schleifen verbundene Strukturauflockerung mit genetischer Aktivität in Zusammenhang. Wie bei den Puffs der polytänen Chromosomen beobachtet man nach einer Blockierung der RNS-Synthese mit Actinomycin oder bestimmten Histonfraktionen ein Kollabieren der Schleifen (Izawa, Allfrey und

MIRSKY, 1963). Man kann annehmen, dass die Matrix dabei von der Schleifenachse losgelöst wird und dass diese sich hierauf wieder in ihr Chromomer einspult.

Wenn man die Lampenbürstenschleifen mit den bereits besprochenen Puffs und Balbiani-Ringen vergleicht, fallen verschiedene Gemeinsamkeiten auf. In beiden Fällen ist die Aktivierung von genetischem Material mit einer Strukturauflockerung am Locus der aktivierten Gene verbunden. Zur Entfaltung ihrer Matritzen-

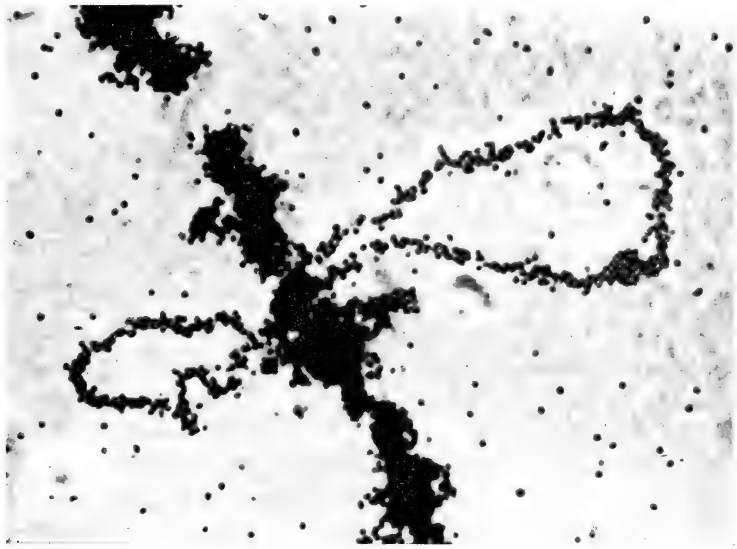


ABB. 7.

Lampenbürstenchromosom von *Triturus cristatus* (kleiner Ausschnitt). Selektive Markierung der Schleifenpaare durch tritiiertes Uridin. — Phasenkontrastaufnahme einer Autoradiografie von J. G. Gall.

Aktivität muss die DNS anscheinend erst noch freigelegt werden. Wesentlich ist bei dem Vergleich auch, dass offenbar die gleichen Grundeinheiten der Chromosomen für die Bildung beider Typen von Strukturen zuständig sind. Puffs und Balbiani-Ringe werden immer von einzelnen Feulgen-positiven Querscheiben gebildet. (Natürlich kommt es häufiger vor, dass mehrere benachbarte Querscheiben gleichzeitig puffen und dann scheinbar eine einheitliche Struktur ausbilden. Im Prinzip aber entstehen die Puffs aus einzelnen Querscheiben.) Man weiss, dass die Querscheiben der polytänen Chromosomen eine Reflexion der Chromomerengliederung des einzelnen Chromatidstranges darstellen, die durch die exakte Paarung aller Chromatiden sichtbar wird. In den Lampenbürstenchromosomen andererseits ist direkt im Mikroskop sichtbar, dass die Schleifen aus den Chromomeren entstehen. Im Prinzip werden also Puffs und Schleifenpaare

aus den gleichen chromosomalen Untereinheiten hervorgebracht: den Chromomeren.

Die Chromomeren haben nicht nur aus diesem Grund in den letzten Jahren immer mehr das Interesse der Forscher erregt. Bereits bei der Übertragung der Morgan'schen Austausch-Genkarten von *Drosophila melanogaster* auf die Querscheibenkarten der polytänen Chromosomen aus den Speicheldrüsenkernen hatte man gefunden, dass sich Mendelfaktoren in allen Fällen nur auf solche Abschnitte in den Chromosomen eingrenzen lassen, in denen wenigstens eine Querscheibe liegt (z.B. PAINTER, 1933; MACKENSEN, 1935). Schon damals hatte man daraufhin die Vermutung ausgesprochen, dass die Querscheiben, das heisst also die Chromomeren, als genetische Einheiten fungieren. Ein solches Bild wird durch die modernen Befunde an den polytänen Chromosomen und an den Lampenbürstenchromosomen sehr gut gestützt. Jedenfalls erscheinen die Chromomeren als diejenigen Teile der Chromosomen, die bei der Transkription als Funktionseinheiten auftreten und unabhängig reguliert werden können.

Wenn man andererseits die DNS-Synthese in den Chromosomen der höheren Organismen untersucht, findet man während eines Replikationszyklus niemals eine Replikationswelle, die an einem Chromosomenende beginnt und dann über die ganze Länge des Chromosoms zum anderen Ende läuft, wie man das z.B. von den Bakterien kennt (CAIRNS, 1963). Man findet vielmehr auch nach sehr kurzer Pulsmarkierung in der S-Phase des mitotischen Zyklus stets gleichzeitig an zahlreichen Stellen der Chromosomen und mehr oder weniger gleichmässig über ihre ganze Länge verteilt einen Einbau von tritiiertem Thymidin. Die DNS in den Chromosomen der höheren Organismen muss also aus einer ganzen Anzahl von Replikationseinheiten bestehen (siehe z.B. TAYLOR, 1963, 1966). Bei der Untersuchung der Inkorporation von Thymidin in polytäne Chromosomen hat man gefunden, dass die kleinste Untereinheit eines Chromosoms, die selbständig Thymidin einbauen kann, wiederum die Querscheibe ist (z.B. KEYL und PELLING, 1963; PLAUT, 1963; PLAUT und NASH, 1964). Es ist also gar nicht ausgeschlossen, dass die Chromomeren auch die Replikationseinheiten in den Chromosomen darstellen.

Aus diesen Resultaten und Überlegungen erhellt, wie wichtig es ist, die funktionelle Organisation der Chromomeren genau zu kennen. In den letzten Jahren sind mehrfach Chromomeren-Modelle zur Diskussion gestellt worden (BEERMANN, 1965; PELLING, 1966; HESS, 1966; CALLAN, 1967; WHITEHOUSE, 1967). Schwierigkeiten haben sich insbesondere aus der Tatsache ergeben, dass der DNS-Gehalt, wie er für einzelne Chromomeren bestimmt worden ist, für Einheiten der Transkription recht hoch ist. Einzelne Chromomeren enthalten nämlich eine DNS-Menge, die fast dem DNS-Bestand einer ganzen Bakterienzelle entspricht ! Die DNS in den Chromomeren muss also noch untergliedert sein. Dafür gibt es verschiedene Denkmöglichkeiten: Die DNS in einem Chromomer

könnte hochgradig repetitiv sein und dadurch identische Multiple der gleichen genetischen Information enthalten; in jedem Chromomer könnte auch eine Serie verschiedener Informationen enthalten sein, etwa für Enzyme, die am gleichen Syntheseprodukt mitarbeiten und deshalb nach dem Vorbild eines Operons, wie es von niederen Organismen bekannt ist, gemeinsam reguliert werden; es ist ferner nicht ausgeschlossen, dass in jedem Chromomer nur eine einzige genetische Information für ein bestimmtes Protein enthalten ist, während weitaus der grösste Anteil seiner DNS nicht transkribiert oder nicht transliert wird, sondern entweder uns noch ganz unbekannte Funktionen zu erfüllen hat oder vielleicht auch gar keine Funktion mehr hat. (Vergl. auch die Diskussion der primären Syntheseprodukte in den Puffs, auf Seite614) Eine Klärung solcher Fragen scheint zur Zeit noch nicht möglich zu sein. Im Augenblick können nur Resultate gesammelt und ihre Bedeutung als Stütze oder Widerlegung der einen oder anderen Möglichkeit abgeschätzt werden.

Die Lampenbürstenchromosomen bieten wie die Puffs der polytänen Chromosomen Angriffspunkte für eine weiterführende experimentelle Analyse. In unsrem Labor wird versucht, durch Analyse des Y-Chromosoms von *Drosophila*, das in primären Spermatocyten eine Lampenbürstenphase durchläuft, einen Beitrag zu diesen Problemen zu leisten. Gegenüber den bekannteren Lampenbürstenchromosomen in Oocyten von Amphibien bietet dieses Objekt einige entscheidende Vorteile: Das Y-Chromosom von *Drosophila* enthält keine Mendelfaktoren, und damit kein lebensnotwendiges genetisches Material. Man kann deshalb die Y-Situation in weiten Grenzen manipulieren. Beispielsweise kann man das Y-Chromosom ganz wegkreuzen, ohne dadurch die jeweiligen Träger in ihrer Vitalität zu beeinträchtigen oder auch nur in ihrem Phänotyp zu verändern. Genausogut kann man Y-Chromosomen zusätzlich einkreuzen, oder Duplikationen und Defizienzen induzieren. Es kommt hinzu, dass in einigen Arten der Gattung *Drosophila* die Lampenbürstenschleifen des Y-Chromosoms besonders gross und häufig morphologisch so verschieden sind, dass jedes Schleifenpaar im Mikroskop sicher identifiziert werden kann. Das Y-Chromosom entwickelt schliesslich, im Gegensatz zu den Chromosomen der Amphibien, nur eine vergleichsweise geringe Anzahl von Schleifen, nämlich statt einiger Hundert nur etwa ein Dutzend.

Bisher sind die Spermatocytenkerne von 54 Arten der Gattung *Drosophila* inspiziert worden (Hess, 1967a). Sie alle besitzen Strukturen, die im Prinzip als Lampenbürsten-Differenzierungen angesehen werden können. Die grössten und morphologisch am deutlichsten differenzierten Spermatocytenstrukturen wurden bei *Drosophila hydei* und nächstverwandten Arten gefunden (*Abb. 8, 9*). *D. hydei* wurde deshalb das Hauptobjekt unsrer Untersuchungen. Die Lampenbürstenschleifen des Y-Chromosoms dieser Art sind im Licht- und Elektronenmikroskop morphologisch genau untersucht worden (Hess und Meyer, 1963; Meyer, 1963).

Ausserdem sind die Bildungsorte für alle Schleifen mit cytogenetischen Methoden lokalisiert worden (HESS, 1965a). (Abb. 9 b)

Die Hoffnung scheint nicht unberechtigt zu sein, dass Arbeiten an diesem System weiteren Aufschluss über die funktionelle Organisation der Chromosomen und deren Chromomeren bringen können. Als Beispiel mögen hier Unter-

ABB. 8.

Lampenbürstenschleifen des Y-Chromosoms von *Drosophila hydei*. Phasenkontrastaufnahme eines lebenden Spermatocytenkerns. F, fadenförmiges; K, keulenförmiges; P, pseudonukleolus artiges; T, tubulibandförmiges und S, schlingenförmiges Schleifenpaar; N, Nukleolus.

suchungen erwähnt werden, die mit dem Ziel angestellt worden sind, die Determination der spezifischen Form der verschiedenen Schleifen zu ergründen. Die Form der Schleifen wird durch ihr spezifisches Matrixmaterial bestimmt. Jede Schleife lagert also für sie charakteristische und spezifische Protein- und RNS-Moleküle an ihre DNS-Achse an. Wenn man mehr über die Prozesse weiss, die zur Ausbildung der spezifischen Form einer Schleife führen, kann man Rück-

schlüsse auf die Organisation des schleifenbildenden Chromomers ziehen. Für derartige Experimente kann man sich zwei Tatsachen zu Nutze machen: Einmal gibt es in der Gattung *Drosophila* nahe verwandte Arten mit homologen Y-Schleifen sehr unterschiedlicher Form. Manche dieser Arten lassen sich kreuzen und man kann dann die Veränderungen der Schleifenform in Artbastarden untersuchen und aus solchen Ergebnissen Rückschlüsse auf die beteiligten Faktoren

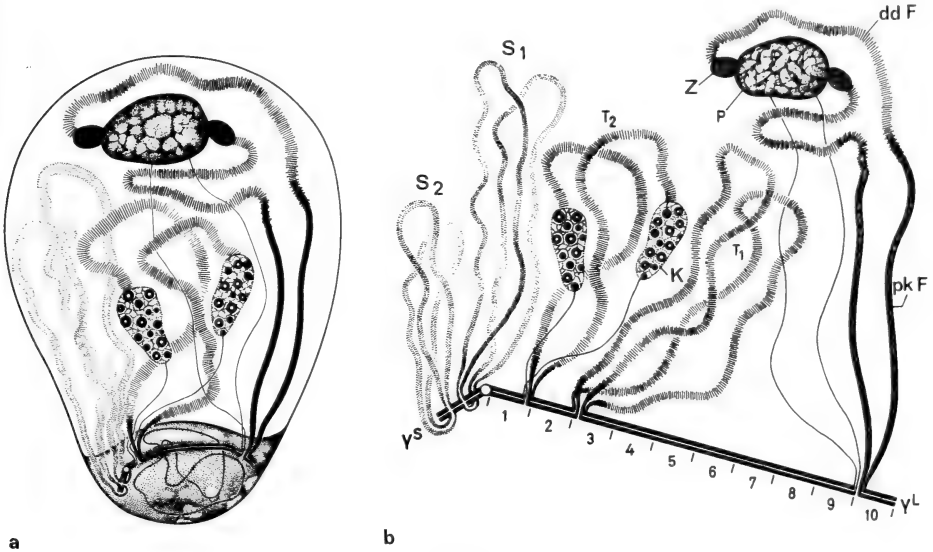


ABB. 9.

Lampenbürstenschleifen des Y-Chromosoms von *Drosophila hydei*. a) Schema eines Spermatocytenkerns (vergl. Foto Abb. 8); b) genetische Karte der Schleifenbildungsorte: pkF, ddF, proximale kompakte und distale diffuse Abschnitte des fadenförmigen Schleifenpaars; K, Keulen; P, Pseudonukleolus mit seinen Zapfen (Z); S_1, S_2, die beiden Schlingenpaare; T_1, T_2, die beiden Tubulibänder-Paare; Y^L, Y^S, langer und kurzer Arm des Y-Chromosoms.

machen. Andererseits sind von *D. hydei* eine ganze Reihe von mutanten Schleifenformen isoliert worden. Es gibt also Mutationen, die die Form einzelner Schleifen in charakteristischer Weise verändern (HESS, 1965b und unveröffentl.) *(Abb. 10)*. Auch hier darf man von der weiteren Untersuchung dieser Mutanten und ihrer Verwendung im Experiment hoffen, dass Aufschluss über die Organisation der Chromomeren der Schleifen erhalten wird.

Das System des Y-Chromosoms von *D. hydei* in seiner Lampenbürstenphase während des Wachstums der primären Spermatocyten ist aber auch dazu geeignet, etwas über die Funktion der Lampenbürstenschleifen zu erfahren. Es wäre beispielsweise recht wichtig zu wissen, warum in bestimmten Phasen von Chromosomen solch ein komplizierter Apparat entwickelt wird, wie ihn die Lampenbürstenschleifen darstellen. Einige Resultate in dieser Richtung konnten bereits

erzielt werden. Defizienzen des Y-Chromosoms von *D. hydei*, die einzelne Schleifenbildungsorte einschliessen, verursachen in ihren Trägern morphogenetische Effekte. Männchen, denen ein Y-Stück mit wenigstens einem Schleifenbildungsort fehlt, sind nämlich immer steril, weil die Spermiogenese gestört ist. Die Bildung von Schleifen durch das Y-Chromosom in den Spermatocyten scheint

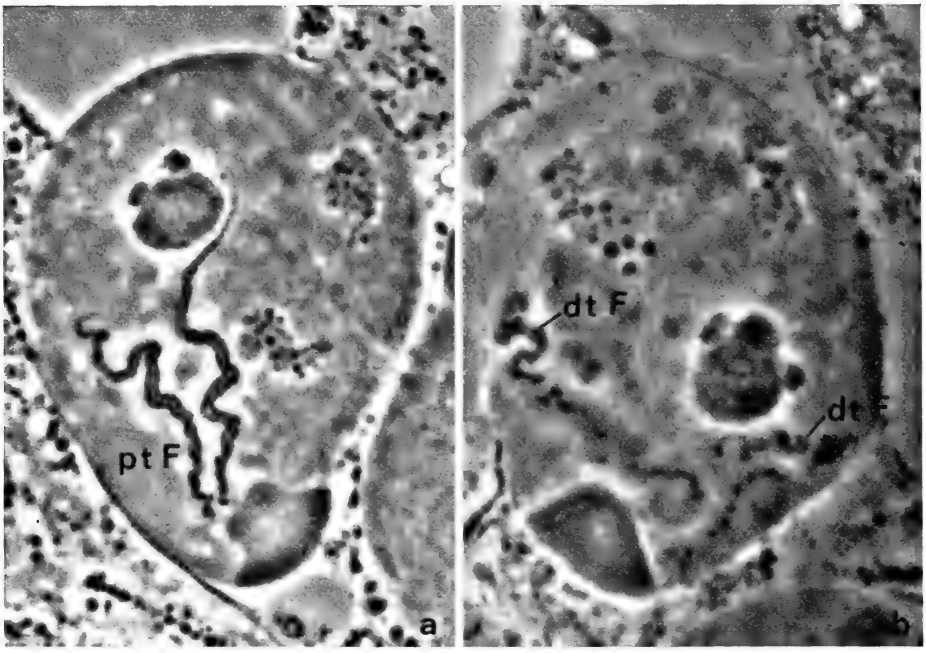


ABB. 10.

Mutanten der fadenförmigen Schleife des Y-Chromosoms von *Drosophila hydei*. a) Mutante *tube-proximal:* proximale kompakte Abschnitte umgewandelt in Schläuche (ptF); b) Mutante *tube-distal:* distale diffuse Abschnitte umgewandelt in zwei Knäuel aus dünnen Schläuchen (dtF). — Phasenkontrastaufnahmen von lebenden Spermatocytenkernen.

also etwas mit Spermiogeneseprozessen zu tun zu haben (HESS, 1967b; MEYER, 1968). Das ist kein überraschender Befund, denn man wusste bereits seit den klassischen Untersuchungen von BRIDGES (1916), dass Männchen von *D. melanogaster*, die kein Y-Chromosom besitzen, steril sind. Ergänzend hatte STERN (1927, 1929) gefunden, dass sowohl im kurzen wie auch im langen Arm des Y-Chromosoms Komplexe von Fertilitätsfaktoren lokalisiert sind und BROSSEAU (1960) konnte dann noch zeigen, dass im kurzen Arm wenigstens zwei und im langen Arm wenigstens fünf verschiedene Fertilitätsfaktoren enthalten sind, die alle für eine normale Spermiogenese unentbehrlich sind. Man durfte somit vermuten,

dass die Ausbildung von Lampenbürstenschleifen durch das Y-Chromosom in Spermatocyten eine phänotypische Manifestation der phasen- und gewebsspezifischen Aktivität dieser Fertilitätsfaktoren darstellt. Das konnte tatsächlich auch experimentell bestätigt werden. Die Fertilitätsfaktoren von *D. hydei* liegen in genau den gleichen Regionen des Y-Chromosoms, in denen auch die Schleifenbildungsorte lokalisiert worden sind (HESS, 1967c). Darüber hinaus konnte aber auch mit Hilfe von Y-Fragmenten, in denen Schleifenbildungsorte ihre Fähigkeit zur Entfaltung von Schleifen im Spermatocytenstadium verloren hatten, gezeigt werden, dass für einen normalen Ablauf der Spermiogenese die Entfaltung aller Spermatocytenschleifen notwendig ist (HESS, 1968). Schliesslich wurde auch noch gefunden, dass die Spermiogenese bei nur teilweiser Blockierung der Schleifenentfaltung in variierenden Graden gestört ist. Es konnte ferner mit Hilfe der RNS-DNS-Hybridisierungstechnik gezeigt werden, dass in den männlichen Keimbahnzellen von *D. hydei* RNS-Species vorkommen, die man in Somazellen und in weiblichen Tieren nicht findet. Die diesen keimbahnbegrenzten, speziellen RNS-Sorten komplementäre DNS ist auf dem Y-Chromosom lokalisiert (HENNIG, 1968). Zwar ist über die Natur dieser RNS noch nichts bekannt, doch zeigen diese biochemischen Ergebnisse in guter Übereinstimmung und ergänzend zu den cytogenetischen Experimenten, dass genetisches Material im Y-Chromosom eine auf die männlichen Keimbahnzellen beschränkte Aktivitätsphase hat.

Die besondere Art der von Y-Defizienzen verursachten morphogenetischen Effekte lässt einige Rückschlüsse auf die Art der Funktionsweise der Fertilitätsfaktoren zu (HESS, 1967b; MEYER, 1968). Eigenartiger Weise nämlich konnte man zwischen der Defizienz einer bestimmten Schleife und der Differenzierung der Spermienorganellen keine Korrelation finden. Vielmehr werden in allen Typen von Y-defizienten Männchen im Prinzip immer alle aus der elektronenmikroskopischen Analyse bekannten Spermienorganelle von den Spermatiden gebildet. Man ist deshalb zu dem Schluss gezwungen, dass das genetische Material der Fertilitätsfaktoren in den Schleifenbildungsorten des Y-Chromosoms nicht die Funktion haben kann, Enzyme zu codieren, die an der Differenzierung von Spermienorganellen beteiligt sind. Man findet in den Y-defizienten Männchen dagegen regelmässig Störungen des Wachstums und der Organisation in den sich differenzierenden Spermatiden. Es kann also z.B. das Wachstum der Nebenkern-Derivate gestört sein, oder die Komponenten der Flagellen, obwohl durchaus vorhanden, sind nicht im richtigen (9+2)-Muster angeordnet. Man findet aber immer auch einige Spermatiden, in denen ein bestimmtes Organell ganz normal entwickelt ist. Ausserdem hängt auch das Wachstum der Spermatiden sehr stark von der Y-Konstitution ab. Die Defektspermien der Y-defizienten, sterilen Männchen sind immer wesentlich kürzer als die normalen Spermien, die übrigens bei *D. hydei* mit durchschnittlich 6,5 mm extrem lang sind. Andererseits sind die Spermien von Männchen mit zwei Y-Chromosomen im Durchschnitt doppelt

so lang wie die von normalen Männchen, nämlich 13-14 mm. Die Wachstumskapazität der Spermatiden wird demnach vom vorhandenen Y-Material beeinflusst.

Alle geschilderten Befunde deuten darauf hin, dass die Lampenbürstenschleifen, die vom Y-Chromosom in den Spermatocytenkernen entfaltet werden, vielleicht morphogenetisch aktive Substanzen ansammeln und danach ihren geregelten Einsatz kontrollieren. Es kommt nun noch hinzu, dass in den Spermatiden eine ganz besondere und ungewöhnliche Situation herrscht. Die Kerne der Spermatiden sind nämlich genetisch vollkommen inaktiv. Nach den meiotischen Teilungen kann man keine RNS-Synthese mehr nachweisen (HENNIG, 1967). Tatsächlich lässt sich die Spermiogenese durch eine Blockierung der RNS-Synthese mit Actinomycin nicht beeinflussen, während eine Hemmung der Proteinsynthese sofort zu einem Differenzierungsstillstand führt. Die höchstkomplizierten Differenzierungsprozesse, die in den Spermatiden ja tatsächlich ablaufen, und das beträchtliche Wachstum dieser Zellen müssen also von Genprodukten gesteuert werden, die vorfabriziert worden sind. Wir müssen also annehmen, dass die männlichen Keimbahnzellen Mechanismen besitzen, die in der Lage sind, Genprodukte auf Vorrat anzusammeln, sie ausserdem aber auch so zu stabilisieren, dass sie weder gleich wieder durch Enzyme, die in den Kernen immer vorhanden sind, abgebaut werden, noch sofort mit der Translation beginnen, und die schliesslich auch noch in der Lage sind, den Vorrat an Genprodukten zu programmieren, damit die zahlreichen verschiedenen RNS-Species später in geordneter Weise aktiv werden. Ganz ähnliche Verhältnisse findet man auch in der weiblichen Keimbahn. Die frühen Prozesse der Ontogenese laufen ebenfalls bei inaktiven Kernen ab, wobei die Entwicklungsprozesse von Genprodukten gesteuert werden, die nachweislich während des Oocytenstadiums vorfabriziert worden sind. Erst etwa im Gastrulastadium greift das Genom des Keims dann aktiv ins Entwicklungsgeschehen ein (Zusammenfassung z.B. GROSS, 1968). Auch in diesem Falle findet man in dem Stadium unmittelbar vor Beginn dieses Verhaltens, nämlich in den Oocyten, sehr häufig eine Lampenbürstenphase der Chromosomen. Es ist wohl nach diesen Überlegungen keine ganz unwahrscheinliche Hypothese, dass die Ausbildung eines so komplizierten Apparates wie die Lampenbürstenschleifen in den Kernen von Oocyten und Spermatocyten etwas mit der Notwendigkeit zu tun haben könnte, in diesen Zellen für die folgenden Differenzierungsprozesse Genprodukte zu sammeln und sie zu stabilisieren sowie zu programmieren.

V. NUKLEOLUS

Die bekannteste und häufigste Strukturmodifikation der Chromosomen, die im Zusammenhang mit einer speziellen genetischen Aktivität entwickelt wird, ist der Nukleolus. Dieses Organell wird durch die Aktivierung von genetisch exakt definierten Chromosomenloci, den sogenannten Nukleolenbildungsorten

(engl. „nucleolus organizers") gebildet. Nukleolen existieren nur in der mitotischen Interphase. Sie werden also in ständigem Zyklus neugebildet und wieder abgebaut. Im Gegensatz zu den Puffs, Balbiani-Ringen und Lampenbürstenschleifen funktionieren die Nukleolenbildungsorte ganz unabhängig von Differenzierungszuständen und Entwicklungsstadien in allen Zellen eines Organismus. Eine einzige Ausnahme bilden die Kerne von Blastomeren während der Furchungsstadien in der Embryonalentwicklung, die keine Nukleolen besitzen. Erst etwa im Gastrulastadium vermögen die Kerne eines Embryos Nukleolen zu formieren.

Bei sehr vielen Insekten und auch bei einer ganzen Reihe von anderen Arten liegen die Nukleolenbildungsorte in heterochromatischen Chromosomenabschnitten. Dadurch ist in diesen Fällen die cytogenetische Charakterisierung der Nukleolen-bildenden Regionen in den Chromosomen besonders schwierig und unvollkommen. Bei vielen Chironomiden-Arten dagegen liegt der Nukleolenbildungsort im Euchromatin und kann dann in polytänen Chromosomen gut angesprochen werden *(Abb. 11)*. Der Nukleolus wird von einer einzigen Querscheibe aus organisiert. Es handelt sich um eine zwar dicke, sonst aber vollkommen normale Querscheibe, die sich in nichts von anderen Querscheiben des Chromosoms unterscheidet (BEERMANN, 1960). Die Querscheiben, aus denen die Nukleolen hervorgehen, scheinen multipel zu sein. BEERMANN konnte nämlich Chromosomenbrüche in der Nukleolusregion induzieren und dabei die Nukleolus-Querscheibe teilen. Jede Teilscheibe war in der Lage, autonom einen Nukleolus zu organisieren, selbst dann noch, wenn sie nur noch etwa ein Fünftel der Dicke der Originalscheibe hatte. Individuen, die ausser einem solchen Partialorganell keinen weiteren Nukleolus mehr besassen, waren immer noch lebensfähig. Nukleolen können demnach ohne Funktionsverlust unterteilt werden.

Bei *Chironomus* gibt es nahe verwandte Arten oder Rassen der gleichen Art, die sich bei praktisch identischem Querscheibenmuster dadurch unterscheiden, dass die Nukleolenbildungsorte an verschiedenen Loci des Genoms sitzen. Es ist deshalb möglich, mittels Kreuzungen und Auslese von bestimmten Typen von Austauschchromosomen solche Individuen herzustellen, die für Nukleolenbildungsorte defizient sind (BEERMANN, 1960). Diesen Tieren fehlt sonst keine weitere Querscheibe. Der Nukleolus erwies sich in diesen Experimenten als ein absolut lebensnotwendiger Bestandteil der Zelle. Embryonen, deren Zellen keinen Nukleolus bilden können, weil ihnen die Bildungsorte fehlen, sterben ausnahmslos etwa im Gastrulastadium ab. Es genügt aber bereits ein kleiner Teilorganisator eines Nukleolus, um die volle Vitalität wieder herzustellen. Ganz entsprechende Ergebnisse hat man auch bei anderen Organismen erhalten. Beispielsweise wurde bei *Xenopus lævis* eine Mutante gefunden, die die Fähigkeit verloren hat, einen Nukleolus zu bilden (ELSDALE, FISCHBERG und SMITH, 1958). Auch in diesem Fall sind Tiere, die für diese Mutante homozygot sind und deshalb in ihren Zellkernen keinen Nukleolus mehr zu bilden vermögen, larval letal. Die Hetero-

ABB. 11.

Polytäner Chromosomensatz von *Chironomus tentans* aus einem Speicheldrüsenzellkern, mit Balbiani-Ring (B), Nukleolen (N) und Puffs (einige besonders deutlich sichtbare sind mit einem Pfeil markiert). — Phasenkontrastaufnahme eines gefärbten Quetschpräparats von W. Beermann.

zygoten, die statt wie normal zwei nur noch einen Nukleolus pro Kern haben, sind dagegen wieder völlig normal lebensfähig.

Lange Zeit wurde der Nukleolus für ein chromosomales Organell gehalten, das zu keiner eignen Syntheseleistung befähigt sei. Meist wurde er als eine Art Sammelorganell angesehen, das Syntheseprodukte von anderen Chromosomenregionen sammeln und vielleicht auch noch in spezifischer Weise umformen kann. Erst in den letzten Jahren konnte es experimentell gesichert werden, dass die Nukleolen sehr wohl eine eigne, spezifische genetische Funktion erfüllen. Verdacht in dieser Richtung ergab sich beispielsweise bei Untersuchungen über den Einbau von radioaktiv markierten RNS-Vorstufen (z.B. PELLING, 1964). Auch fand man z.B., dass nach einer Behandlung von Zellen mit niedrigen Dosen von Actinomycin der Einbau von RNS-Vorstufen selektiv in den Nukleolen abgestoppt wird, nicht dagegen in den übrigen Regionen des Chromosoms (PERRY, 1963). Nach einiger Zeit enthielten solche Zellen keine neusynthetisierte ribosomale RNS mehr. Das bestärkte die Vermutung, die auch früher schon mehrfach geäussert worden war, dass der Nukleolus etwas mit der Bildung von ribosomaler RNS zu tun haben könnte. Ein direkter Hinweis dafür wurde unter Verwendung der bereits erwähnten *Xenopus*-Mutante erzielt (BROWN und GURDON, 1964). Homozygot mutante Embryonen waren nicht in der Lage, ribosomale RNS zu synthetisieren, während andere RNS-Typen in normaler Menge gebildet wurden. Der entscheidende Nachweis konnte zuerst bei *Drosophila melanogaster* geführt werden (RITOSSA und SPIEGELMAN, 1965). Man kann bei diesem Objekt durch Kreuzung zweier X-Chromosomen mit Inversionen und nachfolgende Auslese von Austauschchromosomen Genotypen herstellen, die entweder gar keinen, oder einen, zwei, drei und sogar vier Nukleolenbildungsorte besitzen. Mit Hilfe der DNS-RNS-Hybridisierungstechnik ergab sich, dass die Menge der DNS, die in jedem Genom zur ribosomalen RNS komplementär ist und deshalb mit dieser Komplexe bilden kann, der Anzahl der Nukleolenbildungsorte genau proportional ist *(Abb. 12)*. Damit war zum ersten Mal direkt gezeigt, dass die DNS, die für ribosomale RNS codiert, in den Nukleolenbildungsorten lokalisiert ist. Unmittelbar darauf konnte das gleiche für *Xenopus lævis* bestätigt werden (WALLACE und BIRNSTIEL, 1966). Es stellte sich dabei heraus, dass die von FISCHBERG gefundene und hier schon mehrfach erwähnte Mutante von *Xenopus* tatsächlich eine Defizienz des Nukleolenbildungsortes darstellt und nicht etwa, was auch möglich gewesen wäre, nur eine funktionelle Blockierung.

Diese Untersuchungen haben noch ein weiteres sehr wichtiges Ergebnis erbracht. Die Nukleolenbildungsorte erwiesen sich nämlich als hochgradig multipel. In einem Nukleolenbildungsort von *D. melanogaster* sind ungefähr 130 Cistrons für ribosomale RNS enthalten (RITOSSA, ATWOOD und SPIEGELMAN, 1966; RITOSSA, 1968). WALLACE und BIRNSTIEL berechneten für den Nukleolenbildungsort von *X. lævis* sogar eine Anzahl von weit über Tausend Cistrons.

Neuere Berechnungen kommen nur auf 450 Cistrons (BROWN und DAWID, 1968). Dieser Befund macht die früher bereits mehrfach beschriebene Unterteilbarkeit von Nukleolenbildungsorten bei voller Erhaltung der Funktionstüchtigkeit ihrer Teile leicht verständlich. Auch die biologische Bedeutung der Vervielfachung der genetischen Information für ribosomale RNS ist leicht einzusehen. Die Zellen benötigen offenbar, zumindest in manchen Stadien, ribosomale RNS in solch grossen Mengen, dass die Synthesekapazität von einem einzigen oder einigen wenigen Cistrons nicht ausreichen würde. Die Zelle erhält durch die Vervielfachung vielleicht ausserdem auch noch eine weitere Möglichkeit, die Syntheserate in weiten Grenzen zu regulieren, denn es ist leicht vorstellbar, dass die Anzahl der jeweils aktiven Cistrons relativ einfach verändert werden kann.

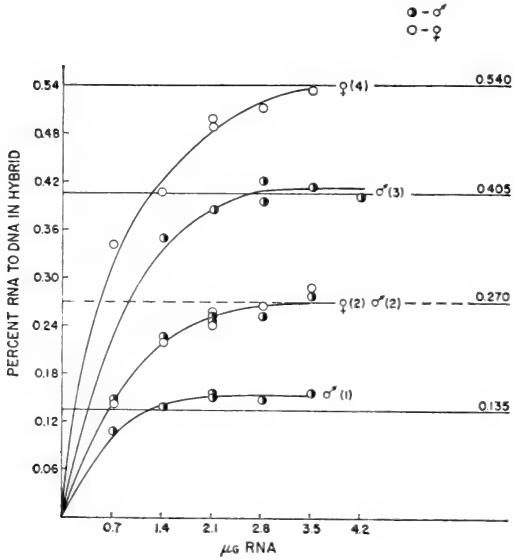


ABB. 12.

Der Nukleolenbildungsort von *Drosophila melanogaster* als Locus für Cistrons der ribosomalen RNS. Sättigungsplateaus nach Hybridisierung von rRNS mit DNS aus Tieren mit 1, 2, 3 und 4 Nukleolenbildungsorten Es können jeweils etwa 0,135% (= 1 Bildungsort), 0,270% (= 2), 0,405% (= 3) und 0,540% (= 4) der DNS Hybridkomplexe mit der rRNS bilden. — Nach F. M. Ritossa und S. Spiegelman.

Interessanter Weise hat man in den letzten Jahren gefunden, dass der Zelle unter bestimmten Bedingungen sogar noch eine viel weiterführende Regulations- bzw. Variationsmöglichkeit zur Verfügung steht. Die Anzahl der vorhandenen Cistrons kann nämlich in einzelnen Zellen verändert werden. Man hatte sich schon lange darüber gewundert, dass in den Oocytenkernen der Amphibien häufig sehr viele, oft bis zu Tausend nukleolusartige Körper vorkommen *(Abb. 13a)*. Diese Körper sind morphologisch echten Nukleolen sehr ähnlich, sie haben aber im Gegensatz zu diesen keinen Kontakt mit den Nukleolenbildungsorten in den Chromosomen, sondern liegen ganz frei im Kernraum. Aus diesem Grund wurde lange bezweifelt, dass es sich um wirkliche Nukleolen handelt. Allerdings wusste man schon bald, dass die freien Kernkörperchen durch tritiiertes Uridin markiert werden und dass die Markierung durch RNase entfernt wird, mit

anderen Worten, dass die freien Nukleolus-Körperchen neusynthetisierte RNS enthalten. Die Inkorporation von Uridin wird durch Actinomycin abgestopt. Das Basenverhältnis der RNS aus diesen Körperchen ist dem von ribosomaler RNS sehr ähnlich. Alle diese Befunde machten es doch wieder wahrscheinlicher, dass die Körperchen mit den echten Nukleolen verwandt sind. Tatsächlich haben dann

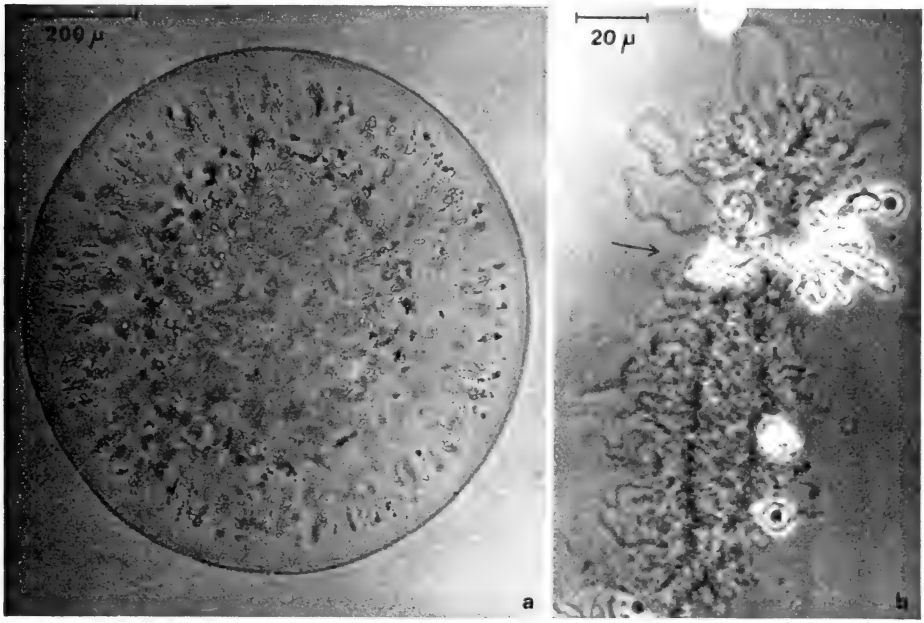


ABB. 13.

Multiple Nukleolen in Oocytenkernen von *Ambystoma mexicanum*. a) Isolierter Oocytenkern mit zahlreichen ringförmigen Nukleolen an der Peripherie; b) Teil eines Lampenbürstenbivalents III mit dem Nukleolenbildungsort (Pfeil), an dem noch einige stark lichtbrechende Ringe hängen. — Fotos von H. G. Callan.

auch cytogenetische Beobachtungen weitere Belege für eine solche Ansicht erbracht. An Lampenbürstenchromosomen aus Oocytenkernen von Amphibien wurde mehrfach beobachtet, dass an bestimmten Loci der Chromosomen ringförmige Gebilde entstehen, die von dort anscheinend ständig abgeschnürt werden (KEZER, unveröffentl., zit. nach HESS, 1966; MACGREGOR, 1965) *(Abb. 13b; 14)*. Die Ringe haben das Aussehen von Perlschnüren: Sie haben eine dünne Achse, an die kugelförmiges Material angelagert wird *(Abb. 14)*. Nach der Abschnürung der Ringe wird offenbar immer mehr Material an die Achse angelagert, bis schliesslich der Innenraum der Ringe ganz ausgefüllt ist. Die Körperchen sind dann von den bekannten freien Nukleolen nicht mehr zu unterschneiden. RNasen oder

Proteasen entfernen nur das Matrixmaterial, das an die Achse angelagert ist. Die Ringe bleiben als solche dabei erhalten. Von DNase dagegen wird die Ringachse fragmentiert. Sie scheint also aus DNS zu bestehen, während es sich bei dem Matrixmaterial um Ribonukleoproteide handelt (MILLER, 1966; MACGREGOR, 1967). Schliesslich konnte beim mexikanischen Axolotl *Ambystoma mexicanum* gezeigt werden, dass die einzige Stelle, die im Chromosomensatz dieser Art im Oocytenstadium solche Ringe abschnürt *(Abb. 13b)*, mit dem Nukleolenbildungsort identisch ist (CALLAN, 1966).

ABB. 14.

Nukleolenringe aus einem Oocytenkern von *Plethodon cinereus* nach der Abtrennung vom Nukleolenbildungsort. — Aufnahme von J. Kezer.

Man kann aus den vorliegenden Befunden den Schluss ziehen, dass bei den Amphibien im Oocytenstadium in den Loci der Nukleolenbildungsorte eine disproportionale, lokale DNS-Replikation stattfindet. Die ausserhalb der normalen chromosomalen Replikationszyklen gebildete DNS wird nicht ins Chromosom eingebaut, sondern in Form von Ringen abgeschnürt. Die losgelösten Ringe sind danach in der Lage, autonom ein Nukleolus-artiges Organell zu organisieren und ihre eigne RNS-Synthese zu dirigieren. Es konnte in letzter Zeit auch noch direkt gezeigt werden, dass in den Oocytenkernen tatsächlich eine starke Vermehrung der ribosomalen DNS eintritt (BROWN und DAWID, 1968; GALL, 1968; EVANS und BIRNSTIEL, 1968; MACGREGOR, 1968; GALL, MACGREGOR und KIDSTON, 1969).

Extranukleolen sind zuerst in den Oocytenkernen der Amphibien beobachtet worden. Aber man findet eine selektive Vermehrung der Cistrons für die ribosomale RNS auch in *Urechis* (Echiuridæ) und *Spisula* (Molluska). In den Oocytenkernen verschiedener Insektenarten sind ebenfalls Nukleolus-Vermehrungen gefunden worden (Bier, Kunz und Ribbert, 1967; Kunz, 1969).

Die biologische Bedeutung der Bildung so zahlreicher extrachromosomaler Kopien von Genen für ribosomale RNS scheint in Zusammenhang mit der Notwendigkeit zu stehen, in den Oocytenkernen extrem grosse Menge von ribosomaler RNS zu synthetisieren. Oocyten enthalten nämlich riesige Mengen an RNS und bei Amphibien beispielsweise ist mehr als 98% dieser grossen RNS-Menge ribosomale RNS (Davidson, Allfrey und Mirsky, 1964; Brown und Littna, 1964; u.a.). Die Synthese von solchen Mengen an ribosomaler RNS ist offenbar notwendig, weil ein grosser Vorrat für die kommenden Prozesse angelegt werden muss. Die ersten Entwicklungsstadien der Ontogenese bis etwa zur Gastrulation sind nämlich nicht in der Lage, selbst ribosomale RNS zu produzieren. Nachweislich ist die in den Blastomeren vorhandene ribosomale RNS bereits während der Oogenese synthetisiert worden (z.B. Brown und Littna, 1964; Davidson, Crippa, Kramer und Mirsky, 1964; Brown, 1966; u.a.). Erst im Gastrulastadium findet man cytologisch in den Zellkernen des Embryos Nukleolen, und das ist auch das Stadium, in dem man ersten Mal biochemisch das Erscheinen neusynthetisierter ribosomaler RNA nachweisen kann.

Der Organismus ist also in der Lage, in den Oocytenkernen die Zahl der ihm zur Verfügung stehenden Gene für ein bestimmtes Genprodukt selektiv zu vermehren, wenn die normale Synthesekapazität nicht mehr ausreicht. Vielleicht gibt es im Prinzip ähnliche Vorgänge auch in anderen Zelltypen und für andere Gene. Einen Hinweis dafür wären etwa die bereits erwähnten sog. „DNS-Puffs" in den polytänen Chromosomen der Sciariden. Dort allerdings weiss man bis jetzt noch gar nichts über die Funktion der in solchen Loci zusätzlich synthetisierten DNS.

VI. Schlussbetrachtung

Am Ende dieser knappen Besprechung sollen zusammenfassend die Gemeinsamkeiten der verschiedenen Typen von chromosomalen Funktionsstrukturen hervorgehoben werden. Allen beschrieben Strukturen, also Puffs und Balbiani-Ringen der polytänen Chromosomen, Schleifen der Lampenbürstenchromosomen und den Nukleolen ist die lokalisierte Auflockerung der Chromosomenstruktur gemeinsam. Die Auflockerung bedeutet im Grunde offenbar die Ausfaltung von DNS, die im inaktiven Zustand in Chromomeren sehr stark aufspiralisiert zu sein scheint und die ihre Matritzenaktivität vielleicht erst beginnen kann, wenn sie durch Entfaltung freigelegt wird.

Gemeinsam ist allen chromosomalen Funktionsstrukturen auch eine Anlagerung von Proteinen und RNS, wobei ein Teil des angelagerten Materials nicht am Ort selbst synthetisiert, sondern von anderen Orten herangebracht und mindestens teilweise auch nicht neu synthetisiert wird.

Der überall vorkommende Nukleolus ist nach allem was wir heute wissen im Prinzip genau so organisiert wie die anderen chromosomalen Funktionsstrukturen. Auch bei den Nukleolen wurde beobachtet, wie sich die DNS des Nukleolenbildungsortes schleifenartig ausfaltet und dann der eigentliche Nukleolus durch Anlagerung von Material um die ausgefaltete Achse organisiert wird.

Die beschriebenen chromosomalen Funktionsstrukturen bilden eine Art temporäres Organell, das vermutlich Funktionen beim Transfer der genetischen Botschaft vom Ort der Transkription im Chromosom zum Ort der Translation im Cytoplasma hat. Dieser Transfer scheint bei den höheren Organismen sehr viel komplizierter zu sein als man es bisher in Analogie zu den schon gut bekannten Vorgängen bei Bakterien und Viren häufig angenommen hat. Die primären Produkte der genetischen Aktivität unterliegen unterdessen komplizierten und mehrstufigen Umbauprozessen, die alle Angriffspunkte für Regulationsprozesse sein können und deren Geheimnisse sich erst jetzt allmählich zu lichten beginnen.

Summary

Changes of the chromosomal structure and their relations to gene activity

At present, several types of structural variations in chromosomes are known which have been demonstrated to be correlated with the activation of genetic factors. One such variation, which has been known for a long time, is the " heterochromatin „. This represents chromatin which remains in a highly condensed state during the mitotic interphase. In genetic experiments the heterochromatic parts of chromosomes behave as being free of Mendelian factors. In autoradiographs no RNA synthesis is detected in heterochromatic regions of interphase nuclei. Euchromatin may become heterochromatic, and vice versa. It was postulated that the genetic material in heterochromatin is not capable to react upon the normal gene regulation processes. This situation, however, may be reversed. The molecular basis of the difference between eu- and heterochromatin is not yet known.

In polytene chromosomes the constant banding pattern is superimposed by a variable pattern of local despiralizations which have been named " puffs „ or " Balbiani rings „. Such puffs are known to occur at sites where RNA is synthesized, in other words, at sites where genes are active. The puffing pattern is highly tissue- and stage-specific and reflects the differential activity of genes in

different types of cells and different stages of development. The primary product of gene activity in puffed regions seems to be a comparatively large RNA molecule which is subject to complicated transformations in the site of its origin. In some dipteran species a special type of puff is found. Here DNA is synthesized locally and apart from the normal replication cycles. The nature of this excess DNA and its physiological significance is not known.

Another type of structural modification are the loop pairs which are developed by the " lampbrush chromosomes „ in oocytes or spermatocytes of many species. The loops occur in identical pairs and each pair is developed by a chromomere. The loops have an axis of DNA to which are attached ribonucleoproteins. They are formed at sites where RNA is synthesized and they disintegrate after an inhibition of RNA synthesis. The physiological significance of lampbrush loop formation has been further analysed in *Drosophila* where the Y chromosome develops only a limited number of especially large loop pairs which are all involved in processes of spermiogenesis.

The nucleolus is the most common type of chromosomal functional structure. Nucleoli are formed by specific chromomeres: the " nucleolus organizers „. These are the sites of the cistrons for ribosomal RNA and they are highly repetitive. An amplification of the cistrons for ribosomal RNA has been found in the oocyte nuclei of many species. In these cases, the supplementary DNA may be detached from the nucleolus organizers in the form of rings which consequently give rise to free nucleoli. Thus, oocytes seem to be able to increase their synthetic capacity for ribosomal RNA by a locally restricted amplification of the corresponding genes.

Puffs, lampbrush loops, and nucleoli are developed by the same chromosomal units, the chromomeres. There is evidence that chromomeres act as functional units not only during the transcription of the genetic message, but also during the replication of the DNA. The elucidation of the chromomeric organization has, therefore, become of main importance for cytogenetic work.

Résumé

Les changements de la structure des chromosomes et leurs relations avec l'activité des gènes

On connaît plusieurs types de variation de la structure des chromosomes dont on a pu démontrer la corrélation avec l'activation de facteurs génétiques.

L'une de ces variations, connue depuis longtemps, est l'héterochromatine qui est de la chromatine qui reste à l'état condensé pendant l'interphase mitotique. Dans les expériences de génétique, les parties héterochromatiques se comportent comme si elles ne contenaient pas de facteurs mendéliens et par autoradiographie

on n'y détecte aucune synthèse d'ARN pendant l'interphase. L'euchromatine peut se transformer en hétérochromatine et inversement. On a émis l'hypothèse que dans l'hétérochromatine, le matériel génétique n'est pas en état de répondre aux processus normaux de régulation des gènes. Cette situation est réversible. On ne connaît pas encore la base moléculaire de la différence entre euchromatine et hétérochromatine.

Dans les chromosomes polytènes, à l'arrangement constant des bandes se superpose une disposition variable de déspiralisations locales appelées « anneaux de Balbiani » ou « puffs ». On sait que ces puffs se produisent aux points où se fait une synthèse d'ARN, c'est-à-dire là où des gènes sont actifs. La position des puffs est hautement spécifique de chaque tissu et de chaque stade et reflète les activités des différents gènes dans les divers types de cellules et à différents stades de développement. Le premier produit de l'activité génique dans les puffs semble être une molécule d'ARN relativement grande, qui subit les transformations complexes à son lieu d'origine. Chez certaines espèces de Diptères, on trouve un type spécial de puff, où de l'ADN se trouve synthétisé localement, en dehors des cycles normaux de réplication. On ne sait rien de la nature de cet ADN supplémentaire ni de son rôle physiologique.

Une autre modification de structure est constituée par les boucles que forment les « chromosomes plumeux » des ovocytes et spermatocytes chez de nombreuses espèces. Elles se présentent par paires identiques dont chacune provient d'un chromomère. Ces boucles ont un axe d'ADN auquel sont attachées des ribonucléoprotéines. Elles se forment là où a lieu une synthèse d'ARN et elles se désintègrent après l'inhibition de cette synthèse. Chez *Drosophila*, le chromosome Y ne forme qu'un nombre restreint de paires de boucles qui, toutes, jouent un rôle dans la spermiogenèse.

Le type le plus commun de structure chromosomique fonctionnelle est le nucléole. Les nucléoles sont formés par des chromomères spécifiques, les organisateurs de nucléoles. Ce sont les sites des cistrons pour l'ARN ribosomique, ils sont hautement répétitifs. On a trouvé dans l'ovocyte de nombreuses espèces une amplification de ces cistrons pour l'ARN ribosomique. Dans ces cas l'ADN supplémentaire peut se détacher des organisateurs de nucléoles sous la forme d'anneaux qui, par la suite, donnent naissance à des nucléoles libres. Ainsi les ovocytes semblent capables d'augmenter leur capacité de synthèse d'ARN ribosomique par l'amplification localisée des gènes correspondants.

Les puffs, les boucles des chromosomes plumeux et les nucléoles sont développés par les mêmes unités, les chromomères. Il y a lieu de penser que les chromomères agissent comme unités fonctionnelles, non seulement pendant la transcription du message génétique, mais aussi pendant la réplication de l'ADN. L'élucidation de l'organisation des chromomères devient donc d'une importance primordiale pour la recherche cytogénétique.

LITERATUR

ASHBURNER, M. 1967. *Patterns of puffing activity in the salivary gland chromosomes of Drosophila. I. Autosomal puffing patterns in a laboratory stock of Drosophila melanogaster.* Chromosoma 21: 398—428.

BAKER, W. K. 1968. *Position-effect variegation.* Advanc. Genetics 14: 133—169.

BAUDISCH, W. und R. PANITZ. 1968. *Kontrolle eines biochemischen Merkmals in den Speicheldrüsen von Agricotopus lucidus durch einen Balbiani-Ring.* Exper. Cell. Res. 49: 470—476.

BECKER, H. J. 1959. *Die Puffs der Speicheldrüsenchromosomen von Drosophila melanogaster. I. Beobachtungen zum Verhalten des Puffmusters im Normalstamm und bei zwei Mutanten, giant und lethal-giant-larvae.* Chromosoma 10: 654—678.

BEERMANN, W. 1952. *Chromomerenkonstanz und spezifische Modifikationen der Chromosomenstruktur in der Entwicklung und Organdifferenzierung von Chironomus tentans.* Chromosoma 5: 139—198.

— 1960. *Der Nukleolus als lebenswichtiger Bestandteil des Zellkerns.* Chromosoma 11: 263—296.

— 1961. *Ein Balbiani-Ring als Locus einer Speicheldrüsenmutation.* Chromosoma 12: 1—25.

— 1962. *Riesenchromosomen.* In: *Protoplasmatologia* VI D: Springer-Verlag, Wien.

— 1965. *Operative Gliederung der Chromosomen.* Naturwissenschaften 52: 365—375.

— 1966. *Differentiation at the level of the chromosomes.* In: *Cell Differentiation and Morphogenesis, 24—54.* North Holland Publ. Co., Amsterdam.

BERENDES, H. D. 1967. *The hormone ecdyson as effector of specific changes in the pattern of gene activities of Drosophila hydei.* Chromosoma 22: 274—293.

— 1968. *Factors involved in the expression of gene activity in polytene chromosomes.* Chromosoma 24: 418—437.

— F. M. A. VAN BREUGEL und T. K. H. HOLT. 1965. *Experimental puffs in salivary gland chromosomes of Drosophila hydei.* Chromosoma 16: 35—46.

BIER, K. H., W. KUNZ und D. RIBBERT. 1967. *Struktur und Funktion der Oocytenchromosomen und Nukleolen sowie der Extra-DNS während der Oogenese panoistischer und meroistischer Insekten.* Chromosoma 23: 214—254.

BOVERI, T. 1904. *Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns.* Fischer-Verlag, Jena.

BREUER, M. E. und C. PAVAN. 1955. *Behaviour of polytene chromosomes of Rhynchosciara angelae at different stages of larval development.* Chromosoma 7: 371—386.

BRIDGES, C. B. 1916. *Non-disjunction as a proof of the chromosome theory of heredity.* Genetics 1: 1—52; 107—163.

— 1937. *Correspondances between linkage maps and salivary chromosome structure, as illustrated in the tip of chromosome 2R of Drosophila melanogaster.* Cytologia, Fujii Jub. Vol.: 745—755.

BROSSEAU, G. 1960. *Genetic analysis of the male fertility factors on the Y chromosome of Drosophila melanogaster.* Genetics 45: 257—274.

BROWN, D. D. 1966. *The nucleolus and synthesis of ribosomal RNA during oogenesis and embryogenesis of Xenopus laevis.* Nat. Cancer Inst. Monogr. 23: 297—309.

BROWN, D. D. und I. B. DAWID. 1968. *Specific gene amplification in oocytes.* Science 160: 272—280.

— und J. B. GURDON. 1964. *Absence of ribosomal RNA synthesis in the anucleolate mutant of Xenopus laevis.* Proc. Nat. Acad. Sci. (Washingt.) 51: 139—146.

— und E. LITTNA. 1964. *RNA synthesis during development of Xenopus laevis, the South African clawed toad.* J. molec. Biol. 8: 669—687.

— 1964. *Variations in the synthesis of stable RNA's during oogenesis and development of Xenopus laevis.* J. molec. Biol. 8: 688—695.

BROWN, S. W. 1966. *Heterochromatin.* Science 151: 417—425.

CAIRNS, J. 1963. *The bacterial chromosome and its manner of replication as seen by autoradiography.* J. molec. Biol. 6: 208—213.

— 1963. *The chromosome of Escherichia coli.* Cold Spring Harbor Symp. 22: 43—46.

CALLAN, H. G. 1957. *The lampbrush chromosomes of Sepia officinalis, Anilocra physodes, and Scyllium catulus, and their structural relationship to the lampbrush chromosomes of Amphibia.* Pubbl. Staz. Zool. Napoli 29: 329—346.

— 1963. *The nature of lampbrush chromosomes.* Intern. Rev. Cytol. 15: 1—34.

— 1966. *Chromosomes and nucleoli of the axolotl, Ambystoma mexicanum.* J. Cell Sci. 1: 85—108.

— 1967. *The organization of genetic units in chromosomes.* J. Cell Sci. 2: 1—7.

CLEVER, U. 1961. *Genaktivitäten in den Riesenchromosomen von Chironomus tentans und ihre Beziehungen zur Entwicklung. I. Genaktivierungen durch Ecdyson.* Chromosoma 12: 607—675.

— 1962. II. *Das Verhalten der Puffs während des letzten Larvenstadiums und der Puppenhäutung.* Chromosoma 13: 385—436.

— 1963. IV. *Das Verhalten der Puffs in der Larvenhäutung.* Chromosoma 14: 651—675.

— 1964a. *Gen-Aktivitäten und ihre Kontrolle in der tierischen Entwicklung.* Naturwissenschaften 51: 449—459.

— 1964b. *Actinomycin and puromycin: Effects on sequential gene activation by ecdyson.* Science 146: 794—795.

— und P. KARLSON. 1960. *Induktion von Puff-Veränderungen in den Speicheldrüsenchromosomen von Chironomus tentans durch Ecdyson.* Exper. Cell Res. 20: 623—626.

— und C. G. ROMBALL. 1966. *RNA and protein synthesis in the cellular response to a hormone, ecdyson.* Proc. Nat. Acad. Sci. (Washingt.) 56: 1470—1476.

CROUSE, H. V. und H. G. KEYL. 1968. *Extra replication in the „DNA-puffs" of Sciara coprophila.* Chromosoma 25: 357—364.

DAVIDSON, E. H., V. G. ALLFREY und A. E. MIRSKY. 1964. *On the RNA synthesized during the lampbrush phase of amphibian oocytes.* Proc. Nat. Acad. Sci. (Washingt.) 52: 501—508.

— M. CRIPPA, F. R. KRAMER und A. E. MIRSKY. 1966. *Genomic function during the lampbrush chromosome stage of amphibian oogenesis.* Proc. Nat. Acad. Sci. (Washingt.) 56: 856—863.

EDSTRÖM, J. E. und B. DANEHOLT. 1967. *Sedimentation properties of the newly synthesized RNA from isolated nuclear components of Chironomus tentans salivary gland cells.* J. molec. Biol. 28: 331—343.

ELSDALE, T. R., M. FISCHBERG und S. SMITH. 1958. *A mutation that reduces nucleolar number in Xenopus laevis.* Exper. Cell Res. 14: 642—643.

EVANS, D. und M. L. BIRNSTIEL. 1968. *Localization of amplified ribosomal DNA in the oocyte of Xenopus laevis.* Biochim. Biophys. Acta 166: 274—276.

GABRUSEWYCZ-GARCIA, N. 1964. *Cytological and autoradiographic studies in Sciara copraphila salivary gland chromosomes.* Chromosoma 15: 312—344.

GALL, J. G. 1963. *Kinetics of desoxyribonuclease action on chromosomes.* Nature 198: 36—39.

— 1968. *Differential synthesis of the genes for ribosomal RNA during amphibian oogenesis.* Proc. Nat. Acad. Sci. (Washingt.) 60: 553—560.

— und H. G. CALLAN. 1962. *^3H uridine incorporation in lampbrush chromosomes.* Proc. Nat. Acad. Sci. (Washingt.) 48: 562—570.

— H. C. MACGREGOR und M. E. KIDSTON. 1969. *Gene amplification in the oocytes of dytiscid water beetles.* Chromosoma 26: 169—187.

GERMAN, J. 1966. *A bibliography on autoradiographic studies of mammalian chromosomes.* Ann. Génét. 9: 137—140.

GEYER-DUSZYNSKA, I. 1966. *Genetic factors in oogenesis and spermatogenesis in Cecidomyiidae.* In: *Chromosomes today* 1: 174—178. Oliver and Boyd, Edinburgh.

GROSS, P. R. 1968. *Biochemistry of differentiation.* Ann. Rev. Biochem. 37: 631—660.

HEITZ, E. 1929. *Heterochromatin, Chromocentren, Chromomeren.* Ber. Deutsche Bot. Ges. 47: 274—284.

HENNIG, W. 1967. *Untersuchungen zur Struktur und Funktion des Lampenbürsten-Y-Chromosoms in der Spermatogenese von Drosophila.* Chromosoma 22: 294—357.

— 1968. *Ribonucleic acid synthesis of the Y-chromosome of Drosophila hydei.* J. molec. Biol. 38: 227—239.

HESS, O. 1965a. *Strukturdifferenzierungen im Y-Chromosom von Drosophila hydei und ihre Beziehungen zu Genaktivitäten.* III. *Sequenz und Lokalisation der Schleifenbildungsorte.* Chromosoma 16: 222—248.

— 1965b. I. *Mutanten der Funktionsstrukturen.* Verhandl. Deutsche Zool. Ges., Zool. Anz. Suppl. 28: 156—163.

— 1966. *Funktionelle und strukturelle Organisation der Lampenbürstenchromosomen.* In: P. SITTE (Herausgeb.), *Probleme der biologischen Reduplikation*, 29—54. Springer-Verlag, Berlin.

— 1967a. *Morphologische Variabilität der chromosomalen Funktionsstrukturen in den Spermatocytenkernen von Drosophila-Arten.* Chromosoma 21: 429—445.

— 1967b. *Genetic control of differentiation in male germ line cells of Drosophila.* Exper. Med. Biol. 1: 90—109.

— 1967c. *Complementation of genetic activity in translocated fragments of the Y chromosome in Drosophila hydei.* Genetics 56: 283—295.

— 1968. *The function of the lampbrush loops formed by the Y chromosome of Drosophila hydei in spermatocyte nuclei.* Molec. Gen. Genet. 103: 58—71.

— *Lampenbürstenchromosomen.* In: *Handb. allg. Pathologie.* Springer-Verlag, Berlin. (Im Druck.)

— und G. F. MEYER. 1963. *Chromosomal differentiations of the lampbrush type formed by the Y chromosome in Drosophila hydei and D. neohydei.* J. Cell Biol. 16: 527—539.

— 1968. *Genetic activities of the Y chromosome in Drosophila during spermatogenesis.* Advanc. Genet. 14: 171—223.

Hsu, T. C., W. Schmid und E. Stubblefield. 1964. *DNA replication sequence in higher animals.* Symp. Soc. Study Develop. Growth 23: 83—112.

Izawa, M., V. G. Allfrey und A. E. Mirsky. 1963. *The relationship between RNA synthesis and loop structure in lampbrush chromosomes.* Proc. Nat. Acad. Sci. (Washingt.) 49: 544—551.

Keyl, H. G. und C. Pelling. 1963. *Differentielle DNS-Replikation in den Speicheldrüsenchromosomen von Chironomus thummi.* Chromosoma 14: 347—359.

Kunz, W. 1967a. *Funktionsstrukturen im Oocytenkern von Locusta migratoria.* Chromosoma 20: 332—370.

— 1967b. *Lampenbürstenchromosomen und multiple Nukleolen bei Orthopteren.* Chromosoma 21: 446—462.

— 1969. *Die Entstehung multipler Oocytennukleolen aus akzessorischen DNS-Körpern bei Gryllus domesticus.* Chromosoma 26: 41—75.

Lewis, E. B. 1950. *The phenomenon of position effect.* Advanc. Genet. 3: 73—115.

Lima-de-Faria, A. 1959. *Differential uptake of tritiated thymidine into hetero- and euchromatin in Melanoplus and Secale.* J. biophys. biochem. Cytol. 6: 457—466.

Lyon, M. F. 1961. *Gene action in the X chromosome of the mouse.* Nature 190: 372—373.

— 1962. *Sex chromatin and gene action in the mammalian X chromosome.* Am. J. Human Genet. 14: 135—148.

MacGregor, H. C. 1965. *The role of lampbrush chromosomes in the formation of nucleoli in amphibian oocytes.* Quart. J. micr. Sci. 106: 215—228.

— 1967. *Pattern of incorporation of ^3H uridine into RNA of amphibian oocyte nucleoli.* J. Cell Sci. 2: 145—150.

— 1968. *Nucleolar DNA in oocytes of Xenopus laevis.* J. Cell Sci. 3: 437—444.

Mackensen, O. 1935. *Locating genes on salivary chromosomes.* J. Hered. 26: 163—174.

Mather, K. 1941. *Variation and selection of polygenic characters.* J. Genet. 41: 159.

Mattingly, E. und C. Parker. 1968. *Nucleic acid synthesis during larval development of Rhynchosciara.* J. Insect Physiol. 14: 1077—1083.

Mechelke, F. 1953. *Reversible Strukturmodifikationen der Speicheldrüsenchromosomen von Agricotopus lucidus.* Chromosoma 5: 511—543.

Meyer, G. F. 1963. *Die Funktionsstrukturen des Y-Chromosoms in den Spermatocyten-Kernen von Drosophila hydei, D. neohydei, D. repleta und einigen anderen Drosophila-Arten.* Chromosoma 14: 207—255.

— 1968. *Spermiogenese in normalen und Y-defizienten Männchen von Drosophila melanogaster und D. hydei.* Z. Zellforsch. 84: 141—175.

Miller, O. L. 1966. *Structure and composition of peripheral nucleoli of salamander oocytes.* Nat. Cancer Inst. Monogr. 23: 53—66.

Painter, T. S. 1933. *A new method for the study of chromosome rearrangements and the plotting of chromosome maps.* Science 78: 585—586.

Pavan, C. und M. E. Breuer. 1955. *Differences in nucleic acid content of the loci in polytene chromosomes of Rhynchosciara angelae, according to tissues and larval stages.* Symp. „Cell Secretion", Belo Horizonte, Brazil.

Pelling, C. 1959. *Chromosomal synthesis of ribonucleic acid as shown by incorporation of uridine labelled with tritium.* Nature 184: 655—656.

— 1964. *Ribonukleinsäure-Synthese der Riesenchromosomen. — Autoradiografische Untersuchungen an Chironomus tentans.* Chromosoma 15: 71—122.

— 1966. *A replicative and synthetic chromosomal unit — The modern concept of the chromomere.* Proc. Roy. Soc. (London) 164 B: 279—289.

PENMAN, S. im Druck. *The localization and kinetic behaviour of ribosomal, messenger, and nucleoplasmic heterogeneous RNA in HeLa cells.* Ann. Embryol. Morphogénèse Suppl. 1: .

PERRY, R. P. 1963. *Selective effects of actinomycin D on the intracellular distribution of RNA synthesis in tissue culture cells.* Exper. Cell Res. 29: 400—406.

PLAUT, W. 1963. *On the replicative organization of DNA in the polytene chromosome of Drosophila melanogaster.* J. molec. Biol. 7: 632—635.

— und D. NASH. 1964. *Localized DNA synthesis in polytene chromosomes and its implications.* Symp. Soc. Study Developm. Growth 23: 113—135.

POULSON, D. F. und C. W. METZ. 1938. *Studies on the structure of nucleolus forming regions and related structures in the giant salivary gland chromosomes of Diptera.* J. Morph. 63: 362—395.

RITOSSA, F. 1968. *Unstable redundancy of genes for ribosomal RNA.* Proc. Nat. Acad. Sci. (Washingt.) 60: 509—516.

— K. C. ATWOOD und S. SPIEGELMAN. 1966. *A molecular explanation of the bobbed mutants of Drosophila as partial deficiencies of „ribosomal" DNA.* Genetics 54: 819—834.

— und S. SPIEGELMAN. 1965. *Localization of DNA complementary to ribosomal RNA in the nucleolus organizer region of Drosophila melanogaster.* Proc. Nat. Acad. Sci. (Washingt.) 53: 737—745.

RUDKIN, G. T. und S. L. CORLETTE. 1957. *Disproportionate synthesis of DNA in a polytene chromosome region.* Proc. Nat. Acad. Sci. (Washingt.) 43: 964—968.

RUSSEL, L. B. 1964. *Another look at the single-active-X-hypothesis.* Trans. New York Acad. Sci. 26: 726—736.

SCHERRER, K., L. MARCAUD, F. ZAJDELA, I. M. LONDON und F. GROS. 1966. *Patterns of RNA metabolism in a differentiated cell: A rapidly labeled, unstable 60s RNA with messenger properties in duck erythroblasts.* Proc. Nat. Acad. Sci. (Washingt.) 56: 1571—1578.

— 1966. *Etude des RNA nucléaires et cytoplasmiques a marquage rapide dans des cellules érythropoiétiques aviaires différenciées.* Bull. Soc. Chim. Biol. 48: 1037—1075.

— 1968. *Messenger RNA in avian erythroblasts at the transcriptional and translational levels and the problem of regulation in animal cells.* J. cellul. Physiol. 72 Suppl. 1: 181—212.

STERN, C. 1927. *Ein genetischer und cytologischer Beweis für Vererbung im Y-Chromosom von Drosophila melanogaster.* Z. indukt. Abstamm. Vererbungsl. 44: 188—231.

— 1929. *Untersuchungen über Aberrationen des Y-Chromosoms von Drosophila melanogaster.* Z. indukt. Abstamm. Vererbungsl. 51: 253—353.

— 1931. *Cytologisch-genetische Untersuchungen als Beweise für die Morgansche Theorie des Faktorenaustauschs.* Biol. Ztbl. 51: 547—587.

TAYLOR, J. H. 1963. *The replication and organization of DNA in chromosomes.* In: J. H. TAYLOR (Herausg.), *Molec. Genetics* 1: 65—111. Academic Press, New York.

— 1966. *The duplication of chromosomes.* In: P. SITTE (Herausg.), *Probleme der biologischen Reduplikation, 9—28.* Springer-Verlag, Berlin.

WALLACE, H. und M. L. BIRNSTIEL. 1966. *Ribosomal cistrons and the nucleolar organizer.* Biochim. Biophys. Acta 144: 296—310.

WHITEHOUSE, H. L. K. 1967. *A cycloid model for the chromosome.* J. Cell Sci. 2: 9—22.

N° 24 **E. Hadorn, H. Hauri, P. Müller** und **E. Steiner.** — Transplantationsexperimente mit Imaginalanlagen von *Tenebrio molitor* L.[1] (mit 2 Abbildungen)

Zoologisch-Vergl. Anatomisches Institut der Universität Zürich.

1. Einleitung

Die Untersuchungen unseres Institutes an den Blastemen der Imaginalscheiben von Drosophila haben unter anderem zu folgenden Ergebnissen geführt:

1. Larvale Scheibenfragmente lassen sich über Jahre hin in Abdomen adulter Fliegen kultivieren.
2. In diesem Medium proliferieren die Implantate andauernd.
3. Eine imaginale Differenzierung erfolgt nicht; die Blasteme bleiben larval.
4. Während einer beliebig langen Kulturdauer bleibt die Kompetenz zur normalen imaginalen Metamorphose erhalten. Dies wird durch Rücktransplantation in metamorphosierende Larven bewiesen.
5. In der Proliferationsphase wird entweder der ursprüngliche (autotypische) Determinationszustand beibehalten oder es kommt zur Transdetermination, wobei allotypische Determinationszustände begründet werden (Hadorn, 1965, 1966, 1967).
6. Fragmente von Imaginalscheiben sind zu einer proliferativen Regulation befähigt. Dabei werden nur Blasteme ergänzt oder vergrössert, deren Determinationszustand in mosaikartig abgegrenzten Zellpopulationen vertreten ist (Nöthiger und Schubiger, 1966).

Nach diesen Erfahrungen interessierte uns das Verhalten entsprechender Blasteme bei anderen Insekten. Für *Culex pipiens* fand Spinner (1969) wesentliche Unterschiede gegenüber Drosophila. Larvale Vorderbeinscheiben proliferieren im Adultabdomen nicht; sie differenzieren sich vielmehr in imaginaler Richtung, sofern sie in junge Wirte implantiert werden und bilden Borsten und Trichome. Beinfragmente regenerieren im larvalen Wirt, indem in klassischer Weise nur fehlende distale Elemente ergänzt werden. Transdeterminationsvorgänge konnten nicht festgestellt werden.

[1] Ausgeführt mit Unterstützung der Georges und Antoine Claraz - Schenkung.

In der vorliegenden Arbeit sollen einige Befunde an *Tenebrio molitor* mitgeteilt werden. Wir werden sehen, dass Unterschiede sowohl gegenüber Drosophila wie gegenüber Culex bestehen.

2. Differenzierungsleistungen in Vorpuppen

a) *Flügelanlagen*

Anlagen werden aus Vorpuppen der Augenstadien 9 bis 11 (AS nach Stellwaag-Kittler, 1954) entnommen und in gleichalte oder etwas jüngere Wirte implantiert. Teils kommen ganze, teils median halbierte Anlagen zur Implantation. Die im Abdomen des Wirtes frei flottierenden Implantate werden reichlich mit Tracheen versorgt. Sie differenzieren in ihrem metamorphosierenden Wirt die für Flügel charakteristischen Strukturen, doch bleiben die Leistungen durchwegs unter der Norm. Die Minderleistungen könnten darauf beruhen, dass in den Implantaten die Entfaltung der Flügelscheide unterbleibt. Dies dürfte die Nahrungsversorgung des aufgeknäuelten Gewebekomplexes beeinträchtigen.

b) *Beinanlagen*

Die Implantate wurden Vorpuppen des AS 10 entnommen und entweder *in toto* oder nach Fragmentieren in gleichalte Wirte oder in Vorpuppen des AS 4 übertragen. Im alten Wirt kommt es zu qualitativen und quantitativen Minderleistungen ähnlich wie bei Flügelimplantation. Dagegen entwickeln viele Implantate im jungen Wirt vollständige Beinstrukturen. Über die Leistungen der Teilstücke wird weiter unten berichtet.

c) *Männliche Genitalanlagen*

Die Spender der Imaginalscheiben sind diesmal junge Larven, die sich noch mindestens dreimal häuten werden, wie Parallelkontrollen zeigen, bevor sie das Verpuppungsstadium erreichen.

In der Tab. 1 und der Abb. 1 sind die nach der Metamorphose festgestellten Differenzierungsleistungen und das Alter des Wirtes angegeben.

Wir sehen, dass das Differenzierungsmuster stufenweise mit der Zeit ansteigt, die dem Implantat bis zur Verpuppung des Wirtes zur Verfügung steht. Im einzelnen wäre noch zu prüfen, ob diese Realisationsstufen (Abb. 1) der normalen Ontogenese entsprechen wie sie von Kerschner (1913) untersucht wurde.

Abweichende Ergebnisse fand Huet (1965) bei Transplantationen mit weiblichen Genitalanlagen von Tenebrio. Anlagen des frühen letzten Larvenstadiums differenzierten sich nach Implantation in Vorpuppen nicht, hingegen vermochten

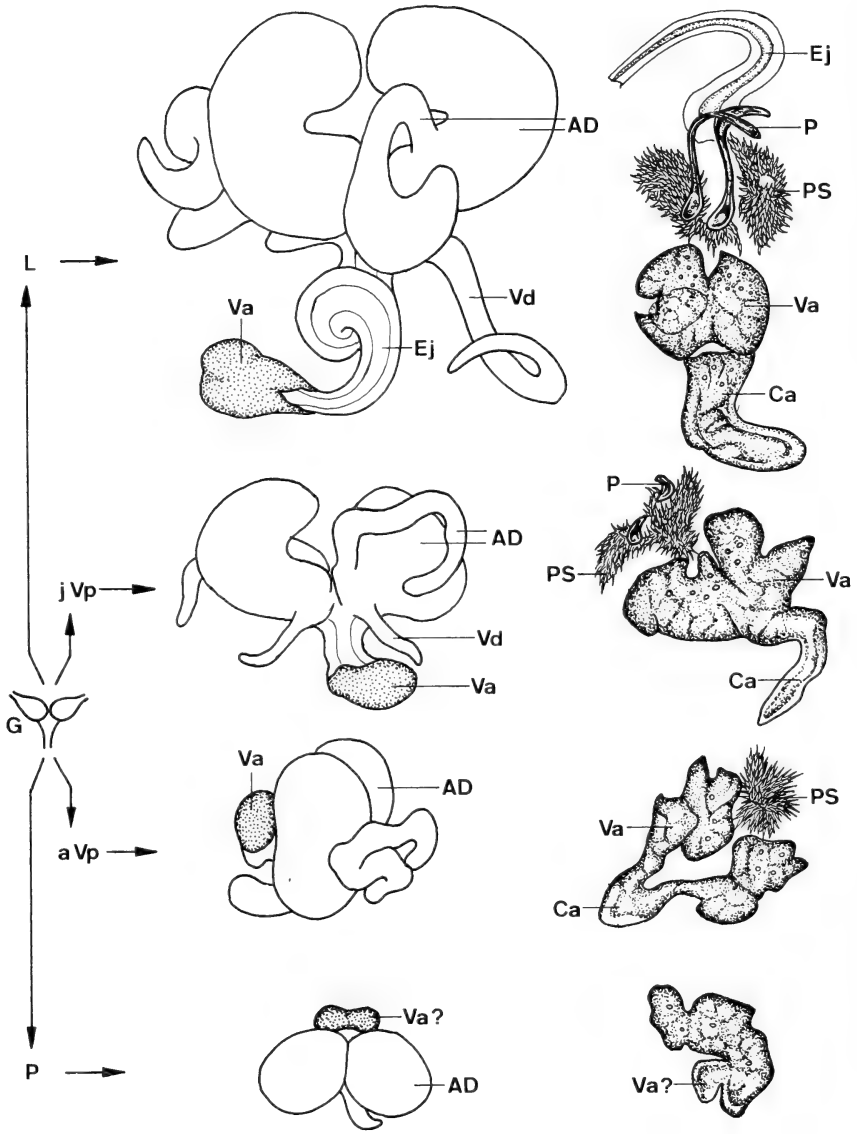


ABB. 1.

Differenzierungsstufen von Implantaten männlicher Genitalanlagen (G) des drittletzten Larvenstadiums nach Kultur in verschieden alten Wirten.
L = Larve des letzen Stadiums, jVp = junge Vorpuppe, aVp = ältere Vorpuppe, P = Puppe. Erste Kolonne: Totalansicht des Implantates nach Metamorphose im Wirt, Weichteile (weiss) und Hartteile (punktiert),Vergr.: 20 ×. Zweite Kolonne: Herauspräparierte Hartteile, Vergr.: 33 ×, AD = Anhangdrüsen, Ca = Cardo, Ej = Ductus ejakulatorius, P = Penis, PS = Penisscheide, Va = Valven, Vd = Vas deferens.

TAB. 1.

Differenzierungsleistungen junglarvaler männlicher Genitalanlagen, die in Larven, Vorpuppen und Puppen implantiert wurden und mit ihren Wirten die Metamorphose durchliefen. Es sind nur die Hartteile angegeben;
n = Zahl der Implantatsträger

n	Alter der Spender	Alter der Wirte	Differenzierungsleistungen				Anzahl Fälle mit anderen Leistungen
			Cardo	Valven	Penis-scheide	Penis	
21	drittletztes Larvenstadium	letztes Larvenstadium od. junge Vorpuppe	21	21	21	21	—
13	»	mittlere Vorpuppe	13	13	13	5	8 Implantate ohne Penis
23	»	ältere Vorpuppe	23	23	23	—	—
12	»	Puppe	12	12	—	—	—

sich in diesen Wirten Genitalanlagen des späten letzten Larvenstadiums mehr oder weniger, solche aus Vorpuppen ganz zu differenzieren. Der Autor interpretierte diese Befunde wie folgt: Entweder können die Voraussetzungen zur Determination nur durch die Passage des späten letzten Larvenstadiums erworben werden oder Determination und Differenzierung sind an das normale Wachstum gebunden. HUETS abweichende Ergebnisse könnten durch Verschiedenheiten in männlichen und weiblichen Genitalanlagen begründet sein.

3. DAS PROBLEM DER ZELLPOLARITÄT

Die Bein- und Flügelanlagen sind schon in der Vorpuppe evertiert. Werden sie in die Bauchhöhle implantiert, so wird die Hypodermisseite, die *in situ* cuticularisiert werden sollte, von Hämolymphe umspült. Bei der Sektion haben wir die Puppencuticula immer im Implantationsinnern gefunden. Eine Umstülpung des ganzen Implantates scheint wenig wahrscheinlich; es ist vielmehr anzunehmen, dass die Hypodermiszellen umpolarisiert werden, wobei dann Puppenhaut und Cuticula gegen innen sezerniert werden. Im Gegensatz dazu werden implantierte Larvenhautstücke bei Ephestia nicht umpolarisiert. Diese Implantate rollen sich ein und werden durch eine Umwachsungshypodermis abgeschlossen (KÜHN und PIEPHO, 1940).

4. Regenerationsversuche

Sie wurden systematisch an der Beinanlage durchgeführt. Als Ausgangsmaterial dienten Anlagen des AS 10. Hier sind die späteren Beinsegmente bereits deutlich zu unterscheiden.

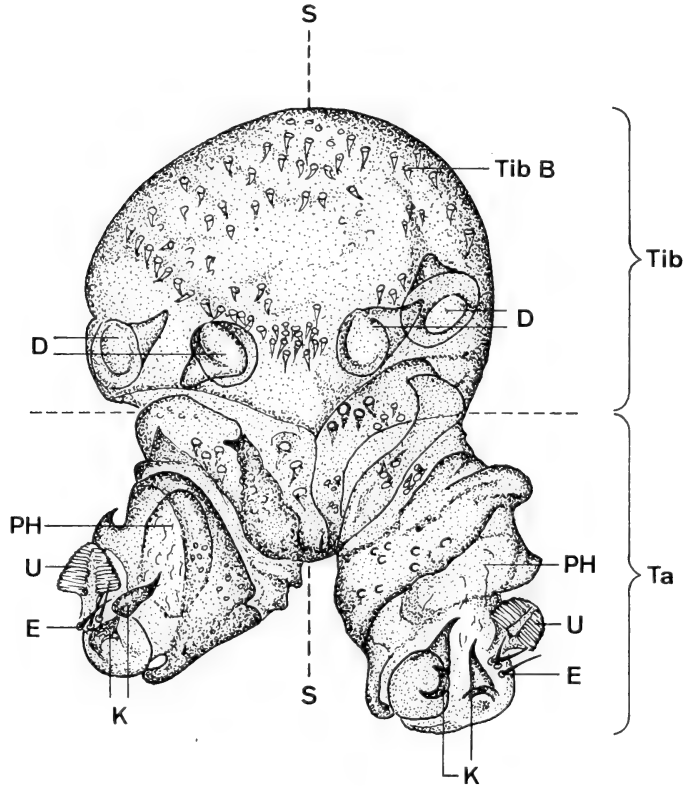


Abb. 2.

Metamorphosierte Tibiaanlage (Tib) eines Fragmentierungsversuches und Verdoppelung des Tarsus (Ta). S....S = Symmetrieebene, D = Tibiadorne, E = Empodium, K = Tarsenkrallen, PH = Puppenhaut, TibB = Tibiaborsten, U = Unguitractorplatte.

a) *Coxa und Trochanter:* Falls in junge Wirte des AS 2—4 implantiert wird, regenerieren in distaler Richtung alle fehlenden Teile.

b) *Femurregion:* In Wirten des AS 10 wird keine Regeneration erhalten, in jüngeren Wirten aber eine Regeneration der distalen Teile.

c) *Tibiaregion:* In AS 6—7 wird kaum regeneriert, in AS 2—4 wird der Tarsus ersetzt, wobei es häufig zu Doppelbildungen kommt (Abb. 2).

d) *Tarsusregion:* Kein Ersatz proximaler Beinteile.

Die Regeneration erfolgt somit wie bei Culex (SPINNER, 1969) nur in proximo-distaler Richtung. Die häufig erhaltenen Doppelbildungen können auf eine exzessive Proliferation zurückgeführt werden. Offensichtlich handelt es sich wie bei Culex um klassische Regeneration. Anzeichen für einen nur proliferativen Regulationsmechanismus (NÖTHIGER und SCHUBIGER, 1966) liegen nicht vor. Auch kommt eine scheibeninterne Transdetermination (HADORN, 1966) nicht in Frage.

5. Verhalten der Implantate im Adultwirt

a) *Flügelanlagen*

Die Implantate wurden dem AS 7 bis 11 entnommen und direkt in junge Käfer versetzt. Eine Kontrolle nach 23 und 32 Tagen lässt im Gegensatz zu Drosophila keine Grössenzunahme feststellen; es erfolgt aber auch keine Differenzierung (im Gegensatz zu Culex).

b) *männliche Genitalanlagen*

Sie verhalten sich im Adultwirt gleich wie Flügelanlagen. Dieses Material, das nicht wächst, noch sich differenziert, wurde durch Rücktransplantation in Larven und Vorpuppen weiter geprüft. Es zeigte sich, dass in der Kultur *in vivo* (wie bei Drosophila und teils auch bei Culex) die Kompetenz zur imaginalen Differenzierung erhalten bleibt. Tatsächlich bildeten die Anlagen die verschiedenen Teile des imaginalen Geschlechtsapparates. Je nach Alter des Larven- oder Vorpuppenwirtes sind die Leistungen verschieden. Transdetermination konnte nie festgestellt werden; offenbar fehlt dazu als Voraussetzung die Proliferation.

Zusammenfassung

1. Flügel-, Bein- und männliche Genitalanlagen von *Tenebrio molitor* wurden in verschieden alte Wirte implantiert. Aus diesen Experimenten ergeben sich Befunde über die Differenzierungskompetenzen der Blasteme.

2. Implantierte Fragmente von Beinanlagen regenerieren nur in proximo-distaler Richtung. Dabei kommt es in den distalen Zusatzregionen häufig zu Doppelbildungen.

3. In den Implantaten erfolgt eine Umstellung der Zellpolarität.

4. Larvale und vorpupale Blasteme der Flügel- und der männlichen Genitalanlage proliferieren im Adultwirt nicht. Sie verharren auf dem larvalen Differenzierungszustand, und es bleibt auch die Kompetenz zur imaginalen Metamorphose erhalten.

5. Die Ergebnisse werden mit Befunden an Drosophila und Culex verglichen.

Résumé

1. Des disques imaginaux d'ailes, de pattes et d'organes génitaux de *Tenebrio molitor* ont été implantés dans des hôtes se trouvant à des stades divers. Ces expériences révèlent les potentialités de différentiation des blastèmes.

2. Les fragments de pattes implantés ne régénèrent que dans le sens proximo-distal. Souvent les parties régénérées sont dédoublées.

3. Dans les implantats on observe un changement de la polarité cellulaire.

4. Les blastèmes larvaires et prépupaux des ailes ainsi que des organes génitaux ne prolifèrent pas dans l'hôte adulte. Ils restent bloqués à l'état de différentiation larvaire et leur compétence en vue d'une métamorphose imaginale est conservée.

5. Les résultats sont comparés avec ceux qui ont été obtenus chez *Drosophila* et chez *Culex*.

Summary

1. Primordia of wings, legs and male genitalia of *Tenebrio molitor* were implanted in hosts of various stages.

2. Implanted anlagen of leg parts regenerate only in proximo-distal direction. Thus a doubling of distal segments is often observed.

3. In implants the cell polarity becomes reversed.

4. In adult hosts the male genital blastemas do not proliferate. They remain at the larval stage of differentiation without losing the competence for an imaginal metamorphosis.

5. These observations are compared with results from *Drosophila* and *Culex*.

LITERATUR

HADORN, E. 1965. *Problems of determination and transdetermination.* Brookhaven Symp. Biol. *18*, 148-161.

— 1966. *Konstanz, Wechsel und Typus der Determination und Differenzierung in Zellen aus männlichen Genitalanlagen von Drosophila melanogaster nach Dauerkultur in vivo.* Develop. Biol. *13*, 424-509 .

— 1967. *Dynamics of determination.* In: " *Major problems in developmental biology*". Academic Press, New York, 85-104.

HUET, C. 1965. *Différentiation de l'appareil génital femelle de Tenebrio molitor.* C. R. Acad. Sc. Paris, *260*, 704-706.

KERSCHNER, Th. 1913. *Die Entwicklungsgeschichte des männlichen Kopulationsapparates von Tenebrio molitor L.* Zool. Jahrbuch, Anat. *36*, 337-369.

KÜHN, A. und H. PIEPHO. 1940. *Über die Ausbildung der Schuppen in Hauttransplantaten von Schmetterlingen.* Biol. Zentralblatt *60*, 1-22.

NÖTHIGER, R. und G. SCHUBIGER. 1966. *Developmental behaviour of fragments of symmetrical imaginal discs of Drosophila melanogaster (Diptera).* J. Embryol. exp. Morph., *16*, 335-368.

SPINNER, W. 1969. *Transplantationsversuche zur Blastemgliederung, Regenerations- und Differenzierungsleistung der Beinanlagen von Culex pipiens.* Roux'Arch. für Entwicklungsmechanik. *163*, 259-286.

STELLWAAG-KITTLER, F. 1954. *Zur Physiologie der Käferhäutung, Untersuchungen am Mehlkäfer Tenebrio molitor.* Biologisches Zentralblatt. *73*, 12-49.

N° 25. **Karl Klenk,** Dietikon. — Oekologische Beobachtungen am Rotfuchs, *Vulpes vulpes* (L.)[1] (Mit 4 Abbildungen und 3 Tafeln)

Aus dem Zoologischen Museum der Universität Zürich.

DAS BEFAHRUNGSMUSTER VON 15 FUCHSBAUEN

Im Reppischtal, im Revier Stallikon II, hat Wildhüter Ferdinand Nussbaumer, Ringlikon, alle Fuchsbaue kartiert und mit einer Nummer versehen. Auf der linken Talseite, zwischen Sellenbüren und Stallikon, zeigte er uns nicht weniger als 15 Baue. Die meisten unter ihnen haben eine bis vier Röhren, Bau Nr. 13 hat sechs Röhren, und Bau Nr. 15 hat sogar neun Röhren. Doch ist es unwahrscheinlich, dass alle neun Röhren miteinander in Verbindung stehen. Die Tabelle 1 gibt die Anzahl Röhren für alle Baue an. Die 15 Baue liegen

TAB. 1. — *Anzahl der Röhren bei den 15 Fuchsbauen der linken Reppischtalseite zwischen Sellenbüren und Stallikon.*

Bau Nr.:	12	129	14	13	15	16	17	19	20	21	18	22	23	24	25
Anzahl Röhren:	3	3	2	6	9	3	2	4	1	3	3	2	1	1	1

zerstreut in einem zwischen 150 und 300 Meter breiten und zwei Kilometer langen Mischwaldstreifen an einem Nordosthang. Dr. Bernhard Nievergelt, Zürich, schlug vor, Stecklein in die Röhreneingänge zu stellen und täglich die

[1] Diese Arbeit wurde unterstützt vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, vom Eidgenössischen Veterinäramt, von der Karl Hescheler-Stiftung und vom Institut für Waldbau der ETH.

Baue zu begehen, um zu prüfen, ob in der Zwischenzeit ein Tier ein- oder ausgefahren ist.

Erste Kontrollgänge führte Fräulein stud. phil. II Ingrid Vonow, Uitikon, im Spätsommer durch. Diese Periode dauerte vom 8.—28. August 1967 und vom 23.—29. September 1967. Im nächsten Winter kontrollierte Herr Ernst Weg-

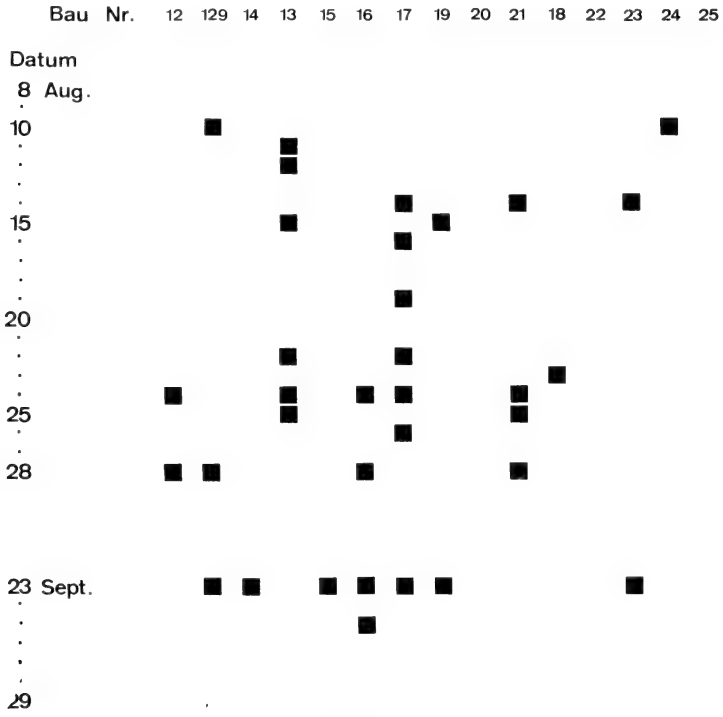


Abb. 1.

Das Befahrungsmuster von 15 Fuchsbauen im August/September 1967. Die Reihenfolge der Baue von links nach rechts entspricht der geographischen Lage von Norden nach Süden. Jedes Quadrat bedeutet einen positiven Befund beim Kontrollgang, d.h. umgelegte Stecklein in wenigstens einer der Röhren pro Bau.

mann, Zürich, die gleichen Baue, als zwischen 10 und 50 Zentimeter hoch, an einzelnen Stellen noch höher, Schnee lag. Diese zweite Periode dauerte vom 15. Januar bis zum 11. Februar 1968, jede der beiden Perioden somit 28 Tage.

Auf den Abbildungen 1 und 2 sind die Ergebnisse zusammengestellt. Jedes schwarze Quadrat bedeutet, dass seit der letzten Kontrolle in mindestens einem Röhrenausgang die Stecklein umgeworfen worden waren. Ich bezweifle, dass man aus der Lage der umgeworfenen Stecklein sicher schliessen kann, ob zuerst ein Tier aus- oder eingefahren ist, denn die Füchse reissen Stecklein und Tann-

zweige auch von innen her ins Röhreninnere. In der Sommerperiode *(Abb. 1)* waren 12 der 15 Baue ziemlich gleichmässig befahren, und zwar ein Bau siebenmal, die übrigen Baue zwischen ein- und sechsmal. Total wurden 34 Besuche registriert. In der Winterperiode *(Abb. 2)* war das Bild völlig anders: einer der Baue war 28mal, drei Baue zwischen ein- und fünfmal befahren und nicht weniger als elf

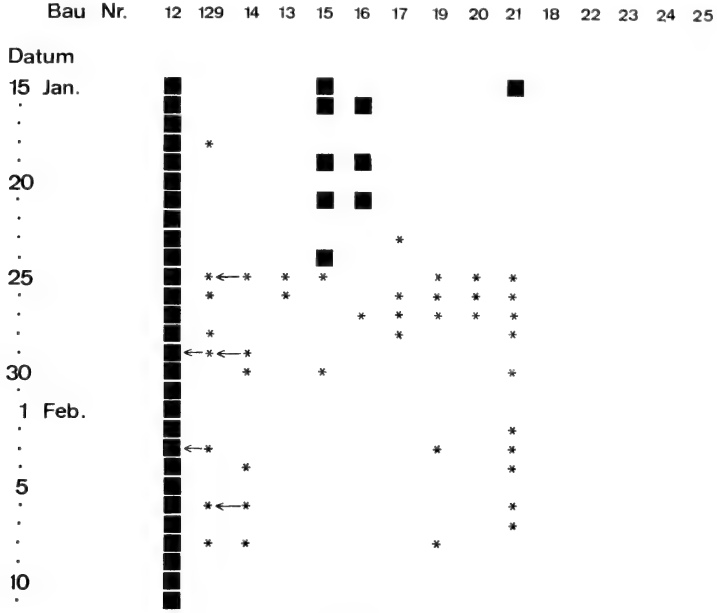


ABB. 2.

Das Befahrungsmuster von 15 Fuchsbauen im Januar/Februar 1968. Ein Sternchen bedeutet, dass frische Fuchsspuren unmittelbar am Bau vorbei führen. Die Pfeile geben die Wegrichtung der Füchse von Bau zu Bau an.

der Baue zeigten keinen Besuch. Total waren es 37 Besuche. Alle im Winter befahrenen Baue waren auch im Sommer befahren. Bau Nr. 13 und Bau Nr. 17 waren im Sommer von allen Bauen am meisten befahren, im Winter jedoch nie. Bau Nr. 12 und Bau Nr. 15 hingegen waren im Winter von allen Bauen am häufigsten befahren, im Sommer jedoch nur zwei-, beziehungsweise einmal. Es gibt also Baue, die im Sommer, und andere, die im Winter bevorzugt werden. Drei Baue, die während beider Kontrollperioden nie befahren waren, haben je nur eine Röhre. Nach BEHRENDT (1955) könnte es sich hier um Wurfbaue handeln.

Im Sommer war der gleiche Bau höchstens an zwei aufeinanderfolgenden Tagen befahren, d.h. das Befahrungsmuster der 15 Baue war zeitlich unregelmässig, aber räumlich ziemlich ausgeglichen. Im Winter hingegen war der Bau Nr. 12 während der ganzen Kontrollperiode täglich befahren. Nach den zehn

ersten Kontrollgängen war er der einzige befahrene Bau im Gebiet. Es wurden aber regelmässig Fuchsspuren gefunden, die unmittelbar an weiteren neun Bauen vorbeiführten. Im Winter war also das Befahrungsmuster zeitlich viel regelmässiger, jedoch räumlich unausgeglichener als im Sommer.

Zur Zeit der Sommerkontrollperiode löst sich der Familienverband der Füchse auf, und die Jungfüchse suchen sich einen eigenen Lebensraum. Nach unseren Befunden sind die Füchse in dieser Zeit nicht an einen bestimmten Bau gebunden, sondern scheinen unregelmässig im Gelände umherzustreifen.

Im Sommer haben wir einige Besuche weniger gezählt als im Winter, obwohl die Fuchspopulation im Sommer grösser ist, wenn nicht mehr Füchse aus- als einwandern. Auch gibt es Perioden von ein, zwei und seltener noch mehr Tagen, an denen überhaupt kein Bau befahren war. Daraus schliessen wir, dass sich die Füchse im Spätsommer häufig tagsüber in einem oberirdischen Versteck aufhalten und keinen Bau aufsuchen.

Die Winterkontrollperiode fällt in die Ranzzeit. Für das regelmässige Befahren von Bau Nr. 12 im Winter sind zwei Erklärungen möglich: 1. Dieser Bau erhält eine zentrale Bedeutung im Zusammenhang mit einem verstärkten Territorialverhalten der Füchse. 2. Bei klimatisch strengen Bedingungen werden nur noch die günstigen Baue aufgesucht.

Nach Wildhüter Nussbaumer ist Bau Nr. 15 auch von Dachsen bewohnt. Auf unseren Kontrollgängen konnten wir keine sicheren Dachsspuren finden.

NEAL (1948) führt Gründe dafür auf, dass die Stecklein-Methode für Dichtebestimmungen der Baubewohner unbrauchbar ist.

Da im Frühling 1968 wegen der Tollwut alle Baue begast wurden, fanden unsere Untersuchungen ein vorzeitiges Ende.

FUCHSSPUREN RUND UM DIE FOHLENWEID

Fuchsspuren verlocken zum Nachfolgen, denn sie geben Einblick in viele Einzelheiten aus dem nächtlichen und verborgenen Leben der Füchse. Als besonders günstiges Beobachtungsgebiet erwiesen sich die Fohlenweid und der ringsum angrenzende Mischwald. Wie die Abbildung 3 zeigt, ist die Fohlenweid eine grosse Lichtung mit Wiesland und Obstbäumen an einem Südwesthang unter dem Albisgrat. Ein gepfadetes Strässchen führt, vom Reppischtal kommend, an zwei Wohnhäusern und einem Bauernhof vorbei zum ebenfalls gepfadeten Gratweg hinauf. An schönen Tagen wandern dort oben viele Spaziergänger vorbei. Die übrigen Waldwege bleiben ungepfadet und werden nur selten von Leuten begangen.

Im Januar 1968 wurden die Fuchsspuren jeweils nach Neuschnee an insgesamt sieben Tagen aus diesem etwa 16 Hektaren grossen Gebiet *(Abb. 3)* auf einen Plan im Massstab 1:2500 eingezeichnet. Dieser enthält Waldränder, Wege

und Gebäude und ist aus der Vergrösserung des Gemeindeplanes von Stallikon (Massstab 1: 5000) entstanden. Mit zwei Ausnahmen (an einem Tag schneite es während der Spurenaufnahme, an einem anderen war die Schneeoberfläche gerippelt und hartgefroren) konnten mit grosser Wahrscheinlichkeit alle Fuchs-

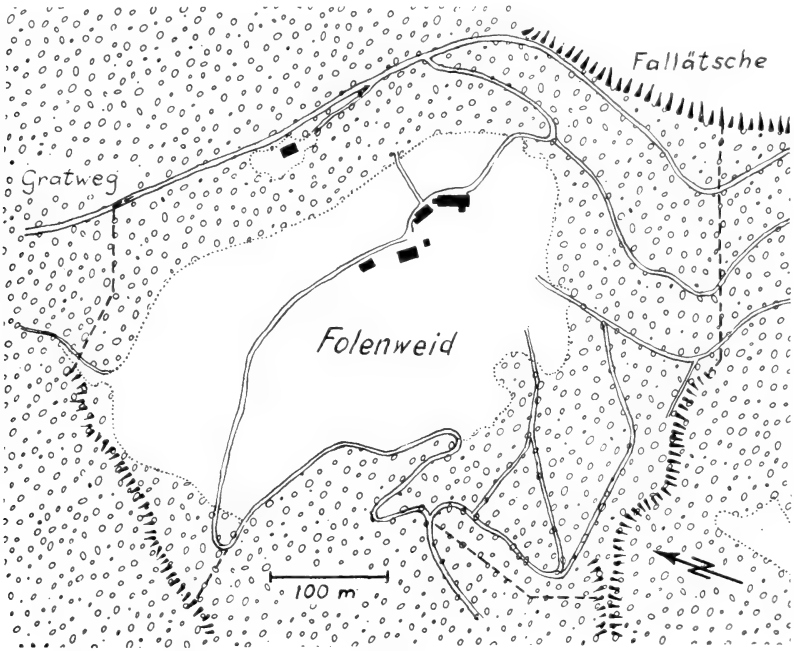


ABB. 3.

Die Fohlenweid und ihre Umgebung. Ausgezogene Doppellinien bezeichnen Wege und Strassen. Schwarze Flächen stellen Gebäude dar. Die Schraffen stehen für die Grate. Gepunktet sind die Waldränder und gestrichelt die Grenzen des Beobachtungsgebietes.

spuren erfasst werden. Auf der Abbildung 4 sind alle sieben Protokolle übereinandergezeichnet.

Beim Betrachten der übereinandergezeichneten Protokolle *(Abb. 4)* ergibt sich, dass einzelne Stellen im Gelände viel häufiger begangen werden als andere. Oft verlaufen die Spuren auch in vielen Einzelheiten gleich, so dass von Wechseln gesprochen werden kann. Solche bevorzugte Stellen sind Waldränder mit Gebüsch, Grate und menschliche Wege. In den meisten Geländeparzellen verlaufen fast alle Spuren mehr oder weniger parallel zu einer Vorzugsrichtung. Die Füchse verlassen den Wald an bevorzugten Austrittsstellen. Ihre Ziele auf der Fohlenweid sind die Obstbäume und der Bauernhof. Oft folgen die Füchse dem Waldrand, wobei sie häufig die unmittelbare Aussen- und Innenseite wechseln. Um den am meisten befahrenen Bau — er liegt in einem Hang mit sanfter Neigung — ver-

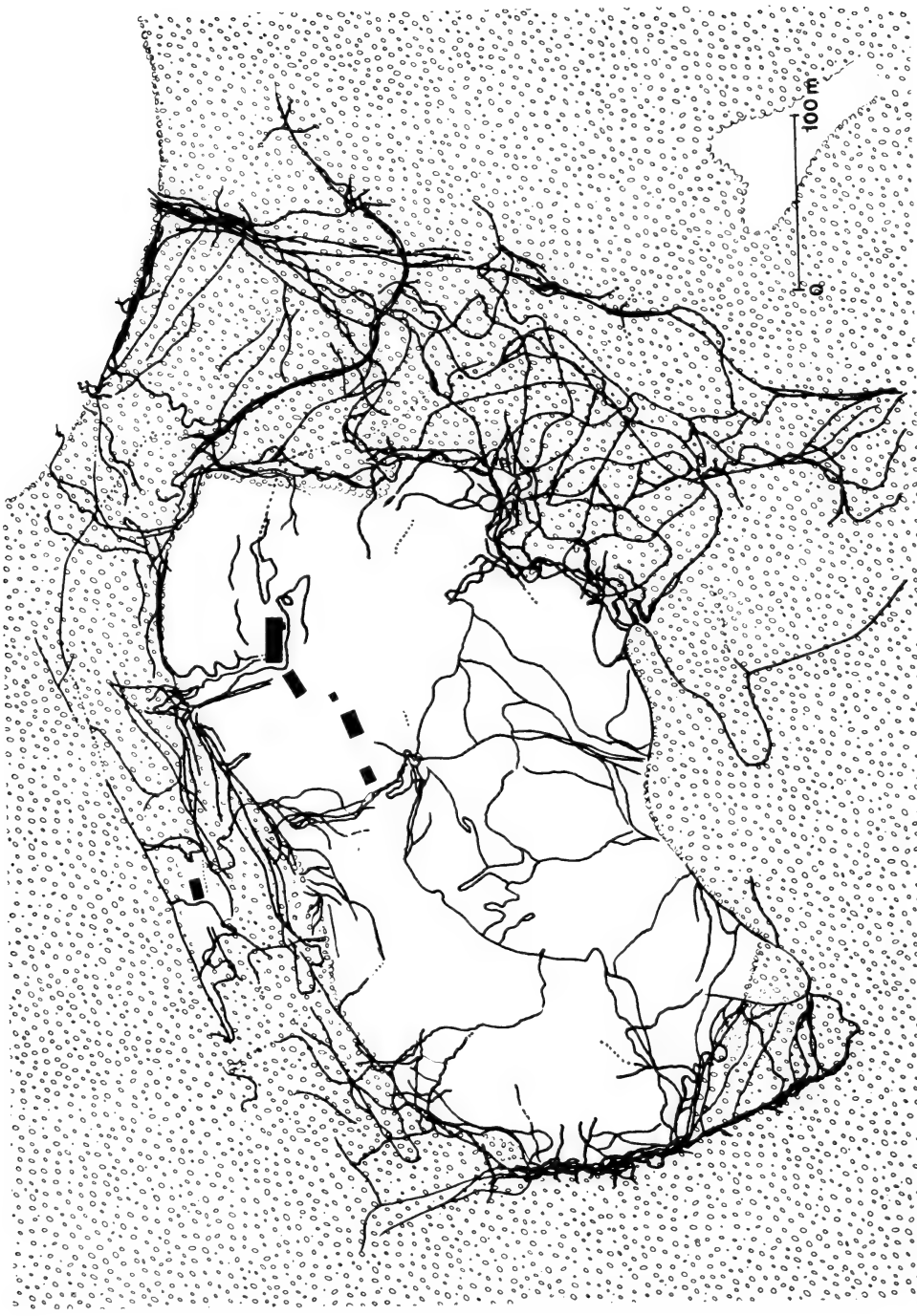


ABB. 4. Fuchsspuren im Gebiet der Fohlenweid von sieben Tagen im Januar 1968 übereinandergezeichnet.

laufen die Spuren strahlenförmig nach allen Seiten. Vom Hauptübergang zur Fallätsche her verläuft ein enggebündelter Wechsel, dessen Spuren nach etwa 50 Metern fächerförmig auseinanderstrahlen. (Die Fallätsche ist ein nur spärlich bewachsener Steilabsturz östlich des Albisgrats.)

TAB. 2. — *Der Verlauf von Fuchsspuren bei menschlichen Wegen und Strassen.*

	Wege und Strassen	
	gepfadet	*nicht gepfadet*
Fuchs überquert Weg oder Strasse	13	37
Fuchs geht ein Stück auf dem Weg oder auf der Strasse	27	22

TAB. 3. — *Der Verlauf von sieben Fuchsspuren in der Schräghangtraverse. Jede der fünf ersten Zeilen bezieht sich auf eine Spur, die letze Zeile auf zwei Spuren.*

bergwärts am Baum vorbei	*talwärts am Baum vorbei*
11mal	2mal
28mal	4mal
9mal	3mal
18mal	1mal
15mal	3mal
22mal	4mal

Die Tabelle 2 gibt Aufschluss darüber, wie sich die Füchse verhalten, wenn sie auf einen Weg oder auf eine Strasse stossen. Sind Wege oder Strassen gepfadet, so scheinen die Füchse ihnen mehrheitlich zu folgen, sind sie ungepfadet, scheinen die Füchse sie zu überqueren. Die Hypothese, dass die in der Vierfeldertafel gezeigte Verteilung zufällig sei, kann mit einem $\chi^2 = 8{,}7$; $p < 0{,}01$ verworfen werden. Die Füchse folgen menschlichen Wegen also nicht häufiger, als sie die Wege bloss überqueren, aber sie folgen bevorzugt gepfadeten Wegen und überqueren bevorzugt ungepfadete Wege. Es könnte aber auch die Breite der Wege das Verhalten der Füchse beeinflussen, denn im Beobachtungsgebiet waren nur die beiden breitesten Wege gepfadet. Die Füchse folgen häufig auch Skispuren, Fussspuren oder Rehspuren ein Stück weit.

Die Füchse zeigen eine Vorliebe, in unmittelbarer Nähe eines Baumes vorüberzuwechseln. Bäume mit einem Durchmesser von mehr als 15 Zentimeter sind besonders attraktiv. In der Schräghangtraverse gehen die Füchse viel häufiger bergwärts am Baum vorbei als talwärts, wie die Zahlen von sieben verschiedenen Fuchsspuren in der Tabelle 3 zeigen. Unter einem Zaun schlüpften die Füchse in 18 von 24 Fällen unmittelbar neben einem Pfosten hindurch. Dieser dient offenbar als Duftmarkenträger. Es wurden Fuchsspuren beobachtet, die beidseits des Zaunes strahlenförmig zu einem Pfosten führten, obwohl das Hindurchschlüpfen überall gleich leicht möglich ist.

LITERATUR

BEHRENDT, G. 1955. *Beiträge zur Oekologie des Rotfuchses (Vulpes vulpes L.)* Z. f. Jagdwissensch., 1: p. 113—145 und p. 161—183.
NEAL, E. *The Badger*. London 1948.

N° 26. **G. Kaiser** und **W. Huber.** — Beziehungen zwischen Körpergrösse und Wurfgrösse beim Haushund.[1] [2] (Mit 8 Textabbildungen und 1 Tabelle)

Zoologisches Institut der Universität Bern und Naturhistorisches Museum Bern.

1. EINLEITUNG

Die Untersuchungen dieser Arbeit verfolgen das Ziel, aus einem vorhandenen umfangreichen statistischen Material, das bisher weder durchgearbeitet noch zur Beantwortung einzelner Fragestellungen herangezogen wurde, detaillierte Angaben über Wurfgrössen und ihre prozentuale Verteilung, das Geschlechter-Verhältnis sowie über die Zahl der auf die Geschlechter entfallenden Totgeburten bei einigen unserer Schweizer Hunderassen und Vertretern der Pudelgruppe zu gewinnen. Sie macht es sich darüberhinaus zur Aufgabe, korrelative Beziehungen zwischen der Rassengrösse und der durchschnittlichen Welpenzahl pro Wurf aufzufinden und eine Abhängigkeit der erhaltenen Daten von bestimmten biologischen Faktoren zu überprüfen.

Während die Grunddaten bei allen untersuchten Rassen ermittelt, graphisch dargestellt und vergleichend betrachtet werden, musste die Aufzeichnung von Beziehungen derselben zu aus den Unterlagen erkennbaren Teilursachen wie der mehrfachen Wurfabfolge einer Hündin und ihrem Wurfalter und der genetischen Konstitution auf die Berner Sennenhunde beschränkt bleiben, da nur von dieser schweizerischen Hunderasse das hierzu erforderliche grössere Material an Wurfkontrollen zur Verfügung stand. Der Einfluss der Körpergrösse, deren Variationsbreite das auffallendste Kriterium im Erscheinungsbild der Hunderassen — extreme Formen ausgenommen — ist, auf das Wurfmittel, den prozentualen

[1] Mit Unterstützung durch den „Nelly-Helene-Frey-Fonds der Albert-Heim-Stiftung für kynologische Forschung".
[2] Dem Stammbuchführer der Schweizerischen Kynologischen Gesellschaft (SKG), Herrn H. Räber, danken wir für seine Anregungen.

Anteil der verschiedenen Wurfgrössen und Wurfhöchstzahlen wird wieder an sämtlichen Rassen getestet.

Die Heranziehung der vier Schweizer Sennenhundrassen und der St. Bernhardshunde sowie der Pudelgruppe aus dem grossen Angebot aller 121 in der Schweiz gezüchteten Rassehunde zu meinen Untersuchungen ist nicht zufällig.

Einmal repräsentieren sie mehr oder weniger einheitliche Rassengruppen, von denen die Sennenhunde und Bernhardiner als erblich fixierte Rassen (nach

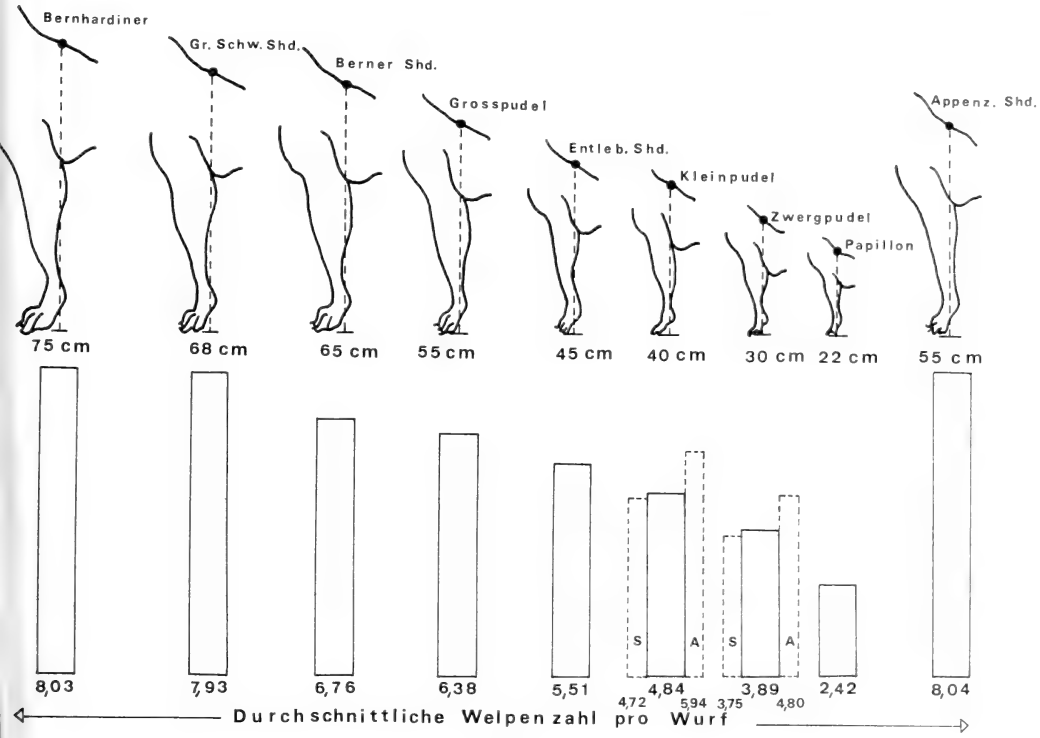


ABB. 1.

Die Rassengrösse in Beziehung zur mittleren Wurfgrösse.
A: Gesondert betrachteter Pudelzüchter
S: Gesamtheit der übrigen Pudelzüchter

SEIFERLE 1960) noch verhältnismässig jung sind. Zum anderen finden wir eine Abstufung der Körpergrösse in Bezug auf die in den Rassestandards festgelegte Widerristhöhe vor, die sich von etwa 75 cm beim St. Bernhardshund bis etwa 40 cm beim Entlebucher Sennenhund und von etwa 55 cm bei den Grosspudeln bis 35 cm und darunter bei den Zwergpudeln erstreckt (siehe Abb. 1, Seite 657). Die vermutlich in die Nähe der Zwergspaniels zu stellenden Papillons wurden hinzugenommen, da ihre Widerristhöhe von 20 bis 25 cm eine harmonische Fortsetzung der von den Pudeln begonnenen Grössenleiter bildet.

2. Material und statistische Prüfverfahren

Material

Von den Berner Sennenhunden standen mir die bereits chronologisch in Bezug auf das Wurfdatum geordneten Jahrgänge 1959 bis 1967 der Wurfkontrollberichte (offizielle Formulare der Schweizerischen Kynologischen Gesellschaft) zur Verfügung. Sie stellten mit insgesamt 995 Würfen das repräsentativste Material, sodass sich diese Rasse auch für die späteren detaillierten Untersuchungen anbot. Bei den anderen Rassen liegen meinen Erhebungen die jahrgangweise gebündelten Wurfmeldungen der Züchter aus den Jahren 1963 bis 1967 zugrunde.

Wie die nachstehende Zusammenstellung zeigt, ist die Verteilung des Materials auf die neun Rassen recht unterschiedlich. Neben den Berner Sennenhunden bieten die St. Bernhardshunde, die Zwergpudel und die Kleinpudel eine gute statistische Grundlage, während diese bei den Grossen Schweizer Sennenhunden, den Grosspudeln und den Papillons so schmal ist, dass deren Einbeziehung in die Untersuchungen aus Gründen der Vollständigkeit nur gerechtfertigt erscheint, wenn man die gewonnenen Daten mit entsprechenden Vorbehalten im Rahmen der ganzen Gruppe betrachtet.

Die Aufgliederung des Materials ergibt folgendes Bild:

Berner Sennenhunde	995 Würfe mit	6724 Welpen
St. Bernhardshunde	397 Würfe mit	3187 Welpen
Grosse Schweizer Sennenhunde	71 Würfe mit	563 Welpen
Appenzeller Sennenhunde	135 Würfe mit	1086 Welpen
Entlebucher Sennenhunde	117 Würfe mit	645 Welpen
Zwergpudel	628 Würfe mit	2444 Welpen
Kleinpudel	462 Würfe mit	2236 Welpen
Grosspudel	13 Würfe mit	83 Welpen
Papillons	57 Würfe mit	138 Welpen
Insgesamt	2875 Würfe mit	17106 Welpen

Statistische Prüfverfahren

Um die Signifikanz der Ergebnisse, wie der Abweichung vom erwarteten Geschlechter-Verhältnis 1: 1 bei Geburt und der Geschlechter-Differenz in Bezug auf die Mortalität zu testen oder die Homogenität des statistischen Materials über eine Anzahl von Jahren aufzuzeigen oder Abhängigkeiten, die sich in Form eines Trends manifestieren, zu sichern, bediente ich mich bei meiner Arbeit verschiedener statistischer Methoden, deren wichtigste nachstehend genannt seien:

1. Das Testen von Hypothesen aufgrund der Normalverteilung unter Bestimmung eines kritischen Wertes (E. KREYSZIG: Statistische Methoden und ihre Anwendungen, Göttingen, 1968).
   Anwendung bei der Sicherung des Geschlechter-Verhältnisses und der Geschlechter-Differenz bei Totgeburten.

2. Der Chi-Quadrat-Test (Autor wie bei 1).
   Alternative Anwendung bei der Sicherung des Geschlechter-Verhältnisses; Test auf Übereinstimmung der Wurfgrössen-Verteilung mit der Normalverteilung.

3. Die Prüfung der Unabhängigkeit in einer Kontingenztafel unter Anwendung der Chi-Quadrat-Verteilung (J. PFANZAGL: Allgemeine Methodenlehre der Statistik II, Sammlung Göschen, Berlin, 1968).
   Anwendung bei der Untersuchung der Homogenität des Materials.

4. Der Test gegen Trend aufgrund der Normalverteilung (Autor wie bei 3).
   Anwendung bei der Sicherung fallender bzw. steigender Testgrössen unter dem Einfluss bestimmter biologischer Faktoren.

Die verschiedenen Prüfverfahren werden im Folgenden bei den jeweiligen Fragestellungen, wo sie Anwendung finden, interpretiert.

3. ERGEBNISSE UND INTERPRETATIONEN

Die Grundlage der statistischen Auswertungen bilden die bei jeder der neun Rassen für die chronologisch aufgeführten Wurfjahre gesondert und insgesamt ermittelten Daten. Diese sind in einer vergleichenden Übersicht, die alle erfassten 17106 Welpen aus 2875 Würfen enthält, in Tabelle 1 (Seite 662) zusammengestellt. Sie gibt Auskunft über

— Gesamt-Welpenzahl und Wurfzahl des Untersuchungszeitraumes;
— die sich daraus ergebende durchschnittliche Welpenzahl pro Wurf;
— Geschlechter-Verteilung in absoluten Zahlen sowie in Bezug auf den Anteil der Geschlechter am Wurfmittel und auf das prozentuale Verhältnis;
— Totgeburten und ihre Verteilung auf die Geschlechter absolut und relativ sowie in Prozentsätzen von der Welpenzahl als Total und auf die Geschlechter bezogen.

Bei den Zwergpudeln und den Kleinpudeln bot sich darüberhinaus die Möglichkeit an, die Zuchtresultate eines Züchters, dessen Zwinger mir vom Zentralvorstand des Schweizerischen Pudel-Clubs (SPC) als vorbildlich im Hinblick auf Ernährung und Haltung der Tiere bezeichnet wurde, denjenigen aller übrigen Pudelzüchter vergleichend gegenüberzustellen. Der Anteil von 14,3%, den dieser Zwinger an den 4680 Welpen hat, die in den Jahren 1963 bis 1967

fielen und erfasst wurden, lieferte eine für diese Untersuchung ausreichende Stichprobengrösse (siehe Abb. 1, Seite 657).

Auf die Befunde zum Geschlechter-Verhältnis und zu den Totgeburten kann an dieser Stelle nicht näher eingegangen werden.

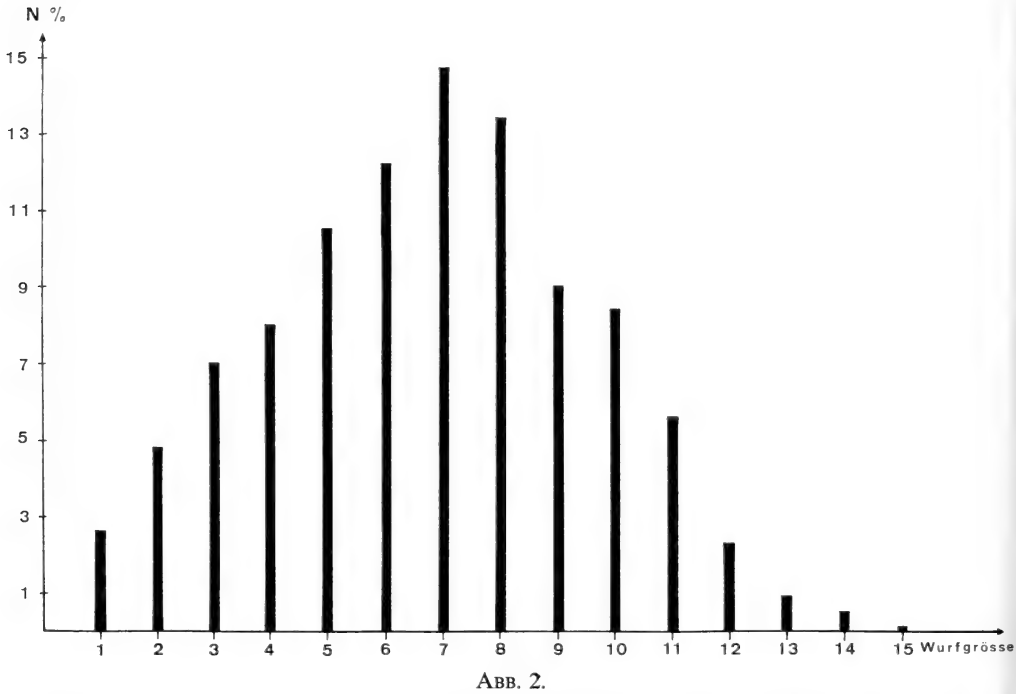


ABB. 2.

Berner Sennenhunde: Prozentuale Verteilung der Wurfgrössen von 995 Würfen aus den Jahren 1959 bis 1967 mit 6724 Welpen.

a) *Korrelative Beziehungen zwischen Rassengrösse und durchschnittlicher Welpenzahl pro Wurf*

Aus der in Tabelle 1 gegebenen Zusammenstellung geht bereits deutlich hervor, dass den einzelnen Rassen sehr unterschiedliche mittlere Wurfgrössen zugeordnet sind. Um das Bestehen einer gegenseitigen Abhängigkeit der durchschnittlichen Welpenzahl pro Wurf von der Körpergrösse zu untersuchen, wurde die letztere in Form der den Rassestandards entnommenen Widerristhöhe dem zugehörigen Wurfmittel gegenübergestellt (siehe Abb. 1). Wir erhalten dann von den grossen Rassen zu den Zwergrassen kontinuierlich kleiner werdende Werte, die von 8,03 bei den St. Bernhardshunden bis 2,42 bei den Papillons reichen, in einer Abstufung, die derjenigen der Rassen erstaunlich gut angepasst ist, obwohl einige unter ihnen, wie die Grosspudel und die Papillons, aufgrund des wenig repräsentativen Materials hätten Abweichungen erwarten lassen.

Der im übrigen störungsfreie Verlauf dieser Stufenskala wird nur von einer der neun Rassen unterbrochen, den Appenzeller Sennenhunden, die als mittelgrosse Hunde mit 8,04 Welpen pro Wurf noch geringfügig die Riesen unter ihren Artgenossen, die Bernhardiner, überragen. Wie die Verteilung der Wurfgrössen (siehe Abb. 3, Seite 661) erkennen lässt, entfallen bei diesen Vertretern der Schweizer Sennenhund-Gruppe 30,4% der Gesamt-Wurfzahl auf Würfe mit 9 und 10 Wel-

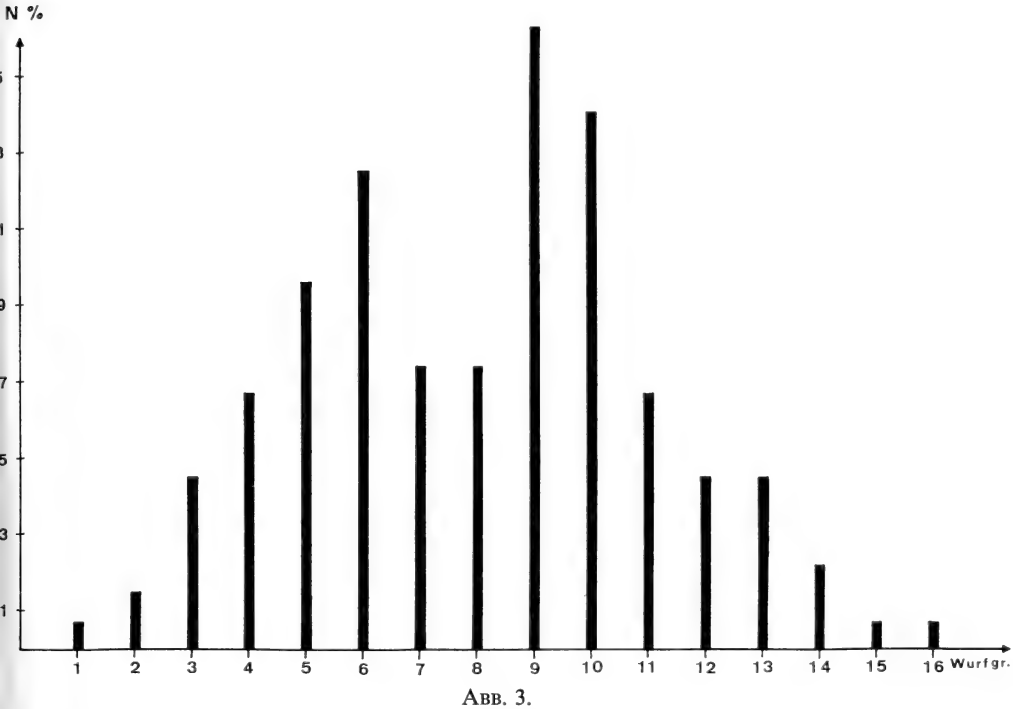


ABB. 3.

Appenzeller Sennenhunde: Prozentuale Verteilung der Wurfgrössen von 135 Würfen aus den Jahren 1963 bis 1967 mit 1086 Welpen.

pen, ein Prozentsatz, den hier keine der anderen von mir ausgewählten Rassen auch nur annähernd erreicht (St. Bernhardshunde = 21,3%, Grosse Schweizer Sennenhunde = 19,7%, Berner Sennenhunde = 17,4%). Sogar die Würfe über 10 Welpen bis zur Wurfhöchstzahl von 16 Welpen machen noch 19,3% des Totals aus, so dass die Appenzeller Sennenhunde mit fast 50 Prozent „grosser" Würfe (Würfe mit 9 und mehr Welpen) die Spitze einnehmen. Offenbar liegt bei diesen Tieren eine allgemeine genetische Disposition zu hohen Würfen vor, wie ich sie für bestimmte Hündinnen und Deckrüden bei den Berner Sennenhunden näher untersucht habe (siehe letzter Absatz dieses Kapitels).

Dieser Trend zu kleineren Würfen mit abnehmender Körpergrösse der Hunde wird durch die — leider — spärlichen Befunde aus der Literatur erhärtet (H. RÄBER

Rasse				Geschlechter-Verhältnis						Totgeburten					
	Gesamt-Welpenzahl	Wurfzahl	Ø Wp.-zahl p. Wu.	Absolute Zahl ♂	♀	Ø-Zahl/Wurf ♂	♀	Proz. Verhältn. ♂ %	♀ %	Absol. Zahl ♂	♀	Proz. Verhältn. ♂ %	♀ %	%-Verhältn. Totg. / Welpenzahl ♂ %	♀ %
Berner Shd.	6724	995	6.76	3460	3264	3.48	3.28	51.46	48.54	465	347	57.0	43.0	6.91 (13.44)	5.16 (10.63)
Gr. Schwz. Shd.	563	71	7.93	286	277	4.03	3.90	50.80	49.20	40	34	54.05	45.95	7.10 (13.95)	6.04 (12.27)
Appenzeller Shd.	1086	135	8.04	570	516	4.22	3.82	52.49	47.51	42	38	52.5	47.5	3.87 (7.37)	3.50 (7.36)
Entleb. Shd.	645	117	5.51	348	297	2.97	2.54	53.95	46.05	13	16	44.83	55.17	2.02 (3.73)	2.48 (5.39)
Bernhardiner	3187	397	8.03	1611	1576	4.06	3.97	50.55	49.45	289	281	50.70	49.30	9.07 (17.94)	8.82 (17.83)
Zwergpudel	2444	628	3.89	1212	1232	1.93	1.96	49.59	50.41	50	22	69.44	30.56	2.05 (4.12)	0.90 (1.78)
Kleinpudel	2236	462	4.84	1173	1063	2.54	2.30	52.46	47.54	24	17	58.54	41.46	1.07 (2.05)	0.76 (1.60)
Grosspudel	83	13	6.38	41	42	3.15	3.23	49.40	50.60	2	1	66.67	33.33	2.41 (4.88)	1.20 (2.38)
Papillons	138	57	2.42	77	61	1.35	1.07	55.80	44.20	4	2	66.67	33.33	2.89 (5.19)	1.45 (3.28)
	17106	2875	5.95	8778	8328	3.05	2.90	51.315	48.685	929	758	55.07	44.93	5.43 (10.58)	4.43 (9.10)

In () = bezogen auf ♂ bzw. ♀

TAB. 1. — *Zusammenstellung und Total der Daten aus den Rassen-Protokollen.*

1968, bei Bernhardinern und der Schnauzergruppe). Eine physiologische Interpretation der korrelativen Beziehungen zwischen Rassengrösse und durchschnittlicher Welpenzahl pro Wurf habe ich in der Literatur nicht gefunden. Einer mündlichen Auskunft von E. SEIFERLE (Jan. 1969) zufolge sind die Ovarien bei den grossen Rassen absolut und relativ grösser als bei den kleinen, wodurch eine Oberflächenvergrösserung des Epithels der Ovarialhöhle erreicht wird. Da der Follikel-Durchmesser von etwa 180 μ bei allen Hunden ziemlich konstant sein dürfte, könnte somit eine grössere Anzahl von Eizellen heranreifen, so dass entsprechend mehr zur Ovulation und Befruchtung gelangen.

Die Bedeutung, die den Abmessungen auch für Erscheinungen der Fortpflanzung zukommt, wird durch vorstehende Befunde aufgezeigt.

b) *Wurfgrössen-Verteilung*

Während es sich bei der durchschnittlichen Welpenzahl pro Wurf, die im vorausgehenden Abschnitt behandelt wurde, um einen in Dezimalbrüchen ausgedrückten Mittelwert als Schwerpunkt einer Massenverteilung handelt, soll mit der prozentualen Verteilung der Wurfgrössen die sich in ganzen Zahlen manifestierende Streuung derselben um das Häufigkeitsmaximum untersucht werden.

Bildet man für ein stetiges Merkmal, wie in unserem Falle für die Wurfgrössen, aufgrund beobachteter Werte eine Häufigkeitsverteilung, so entsteht oftmals eine Kurve von glockenförmiger Gestalt, die symmetrisch um ihren Scheitelpunkt verläuft. Diese sogenannte Normalverteilung scheint auch bei der Wurfgrössen-Verteilung der Hunderassen mehr oder weniger charakteristisch verwirklicht, wie es die vier entsprechenden Stabdiagramme erkennen lassen. Dabei zeigen die kleinen Rassen eine zunehmende Schiefe der Verteilung über den Schwerpunkt hinaus. Diese Verschiebung ist besonders auffallend bei den Papillons und den Kleinpudeln (siehe Abb. 5).

Der Test auf Übereinstimmung der Wurfgrössen-Verteilung mit der Normalverteilung, durchgeführt bei den Berner Sennenhunden, hat nach Anwendung der Chi-Quadrat-Methode eine schwach gesicherte Abweichung von der Normalverteilung ergeben. Da die Abweichung nur schwach gesichert ist, und der berechnete Wert zudem an der unteren kritischen Schranke liegt, kann die Anpassung durch die Normalverteilung nicht eindeutig verworfen werden. Immerhin spricht aufgrund dieses Ergebnisses doch eine starke Vermutung dafür, dass gewisse Einflüsse vorhanden sind, die durch eine Normalverteilung nicht genügend genau wiedergegeben werden können.

c) *Der Einfluss von Ernährung und Haltung auf die Wurfgrösse*

Der erwähnte Vergleich der Ergebnisse über die durchschnittliche Welpenzahl pro Wurf aus den Wurfmeldungen eines bestimmten Pudelzüchters, dessen Zwinger von den zuständigen Organen besonders hoch bewertet wird, mit denen

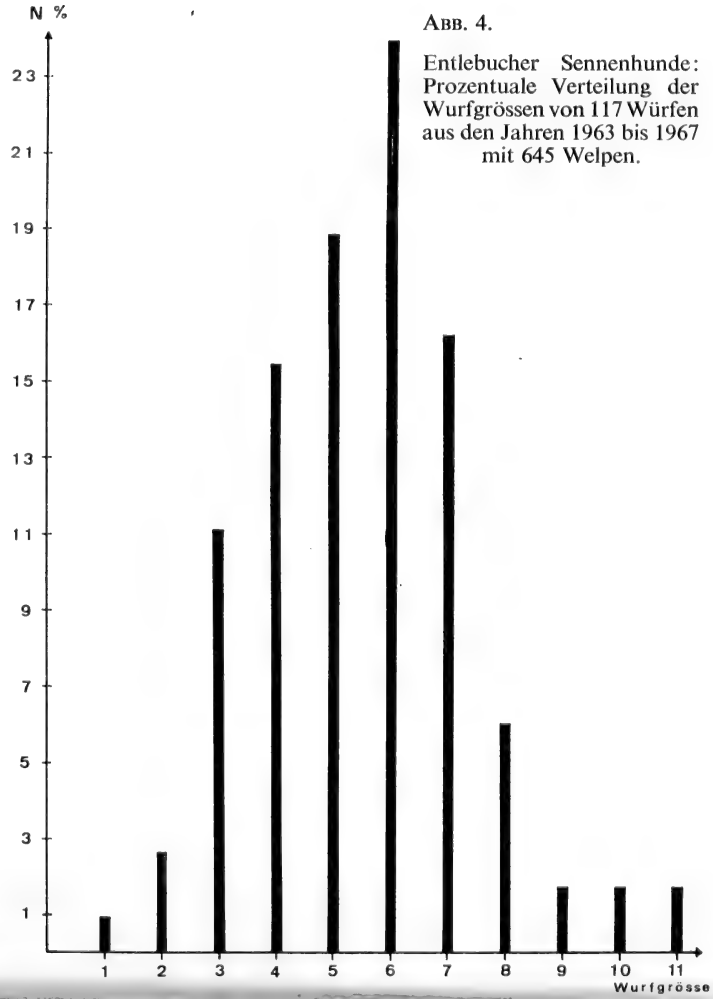


ABB. 4.

Entlebucher Sennenhunde: Prozentuale Verteilung der Wurfgrössen von 117 Würfen aus den Jahren 1963 bis 1967 mit 645 Welpen.

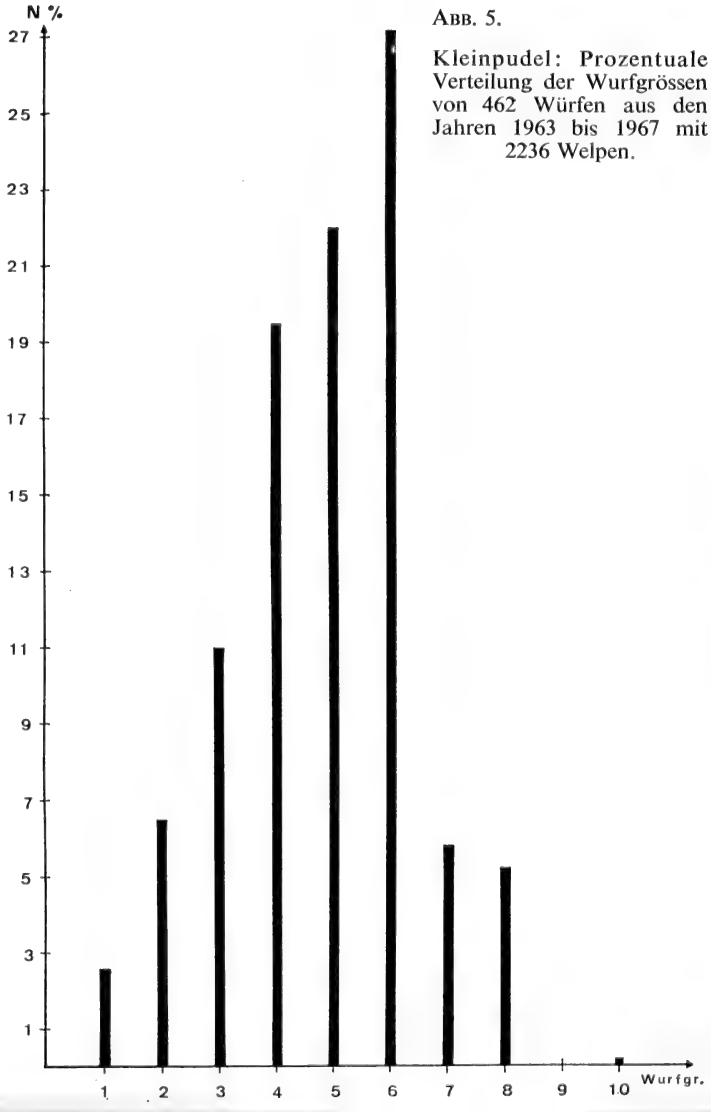


ABB. 5.

Kleinpudel: Prozentuale Verteilung der Wurfgrössen von 462 Würfen aus den Jahren 1963 bis 1967 mit 2236 Welpen.

der übrigen Züchter von Zwerg- und Kleinpudeln und dem Gesamtergebnis erbrachte folgende Zahlen (siehe auch Abb. 1, Seite 657):

	Gesamt-Welp.-Zhl.	Wurf-Zahl	⌀ Welp-Zhl. pro Wurf	⌀ Welp.-Zahl/Wurf zum Total = 100%
Zwergpudel				
Züchter A	398	83	4,80	123,4%
Übrige Zcht.	2046	545	3,75	96,4%
Total	2444	628	3,89	
Kleinpudel				
Züchter A	273	46	5,94	122,7%
Übrige Zcht.	1963	416	4,72	97,5%
Total	2236	462	4,84	

Nach obigen Prozentsätzen beträgt die Steigerung des Wurfmittels der Hündinnen aus dem Zwinger von Züchter A mithin

— bei den Zwergpudeln 23,4% gegenüber dem Gesamt-Wurfmittel,
27,0% gegenüber dem Wurfmittel der übrigen Züchter;

— bei den Kleinpudeln 22,7% gegenüber dem Gesamt-Wurfmittel,
25,2% gegenüber dem Wurfmittel der übrigen Züchter.

Wie Abb. 1 erkennen lässt, liegt damit die durchschnittliche Welpenzahl pro Wurf bei den Kleinpudeln von Züchter A über derjenigen bei den Entlebucher Sennenhunden und nur wenig unter dem Wurfmittel bei den Grosspudeln.

Obwohl vermutlich auch die Milieubedingungen im weitesten Sinne, die Beachtung des günstigsten Zeitpunktes für den Deckakt (evtl. auch ein mehrmaliges Decken) und die Selektion — entsprechende Untersuchungen der Wurfleistung von Hunden aus dem Zwinger des Züchters A bei anderen Züchtern sind allerdings negativ verlaufen — einen Einfluss auf die Wurfgrösse haben werden, wird man die Bedeutung einer vor allem qualitativ richtig zusammengesetzten Nahrung hoch anzusetzen haben.

d) *Abhängigkeit der Wurfgrösse von den mehrfachen Wurfabfolgen einer Hündin*

Um die Auswirkungen des wiederholten Werfens einer Hündin auf die Wurfgrösse und auf den Anteil der Totgeburten zu überprüfen, wählte ich aus den 469 Berner Sennenhündinnen mit insgesamt 995 Würfen jene Hündinnen, die — ohne Berücksichtigung des Intervalls — in der Erfassungsperiode 3, 4 und 5 Würfe hatten. Nach erfolgter Selektion standen mir für die Auswertung zur Verfügung:

70 Hündinnen mit 3 aufeinanderfolgenden Würfen
zu insgesamt 1514 Welpen = etwa 15% aller Hündinnen;

46 Hündinnen mit 4 aufeinanderfolgenden Würfen
zu insgesamt 1270 Welpen = etwa 10% aller Hündinnen;
16 Hündinnen mit 5 aufeinanderfolgenden Würfen
zu insgesamt 508 Welpen = etwa 3,4% aller Hündinnen.

Das Total der Welpen aus dem 1. Wurf wurde nunmehr mit 100% angenommen und danach der auf die folgenden Würfe entfallende Prozentsatz bestimmt. Das Ergebnis veranschaulicht die graphische Darstellung in Abbildung 6 (Seite 668):

In allen drei Fällen finden wir einen bemerkenswerten Trend zur Reduktion der mittleren Wurfgrössen mit steigender Wurfabfolge vor.

Diese Verminderung der Wurfgrössen tritt jedoch, ebenfalls in jeder Testreihe, *erst nach dem 2. Wurf* ein, während die beiden ersten Würfe annähernd gleichwertig sind.

Der Reduktionsgrad nimmt mit der Anzahl der Würfe zu:

bei 3 Würfen . . . . . letzter Wurf = 92,4% des 1. Wurfes;
bei 4 Würfen . . . . . letzter Wurf = 88,4% des 1. Wurfes;
bei 5 Würfen . . . . . letzter Wurf = 71,9% des 1. Wurfes.

Bei Hündinnen mit 5 aufeinanderfolgenden Würfen liegen auch die mittleren Wurfgrössen des 3. und 4. Wurfes bereits deutlich unter jenen der Hündinnen mit 3 bzw. 4 Würfen.

Die statistische Überprüfung mit Hilfe des Testes gegen Trend aufgrund der Normalverteilung (nach J. PFANZAGL) erbrachte eine starke Sicherung der vorstehend aufgezeigten Reduktion der Würfgrösse mit steigender Wurfabfolge der Hündinnen: der erhaltene Wert für die Testgrösse T = — 2,541 unterschreitet signifikant die 1% — Grenze der Normalverteilung, was zur Verwerfung der Hypothese „gleiche Wurfgrössenwahrscheinlichkeit" führt.

Zum Abschluss sei noch auf den in Abbildung 6 zusätzlich dargestellten Einfluss der mehrfachen Wurfabfolge einer Hündin auf den Anteil an Totgeburten hingewiesen. Bereits vom 1. zum 2. Wurf zeigt sich ein rapides Ansteigen der Totgeburten um 50% bei Hündinnen mit 3 Würfen und um 32% bei Hündinnen mit 4 Würfen. Vom 2. zum 3. Wurf verläuft der Anstieg dann flacher, um vom 3. zum 4. Wurf nochmals eine bedeutende Steigerung auf etwa 164% zu erfahren. Auch für die Zunahme der Totgeburten mit steigender Wurfabfolge erbrachte der gleiche Test eine hohe Sicherheitswahrscheinlichkeit: der erhaltene Wert für die Testgrösse T = 2,74 überschreitet stark die 99% — Grenze der Normalverteilung = 2,33.

e) *Abhängigkeit der Wurfgrösse vom Wurfalter*

Das Wurfalter der Hündinnen steht mit der vorausgehend behandelten und auf ihre Beziehung zur Wurfgrösse untersuchten mehrfachen Wurfabfolge einer

Hündin in so engem Zusammenhang, dass die grundsätzliche Übereinstimmung mit den dort erhaltenen Resultaten zu deren Erhärtung beitragen kann.

Besieht man sich die Hündinnen aus den drei Gruppen mit 3, 4 und 5 aufeinanderfolgenden Würfen auf ihr Durchschnittsalter beim letzten Wurf und nimmt noch diejenigen mit 6 Würfen hinzu, so ergibt sich folgendes Bild:

	Gesamtalter	Durchschnittsalter
70 Hündinnen mit 3 Würfen	354 Jahre	ca. 5 Jahre
46 Hündinnen mit 4 Würfen	248 Jahre	ca. 5 5/12 Jahre
16 Hündinnen mit 5 Würfen	104 Jahre	ca. 6 6/12 Jahre
13 Hündinnen mit 6 Würfen	87 Jahre	ca. 6 9/12 Jahre

Die Verteilung der 995 Würfe, die von mir in den Jahren 1959 bis 1967 bei den Berner Sennenhunden erfasst wurden, nach dem Wurfalter der Hündinnen zeigt die nachstehende Aufstellung:

Junge Hündinnen (bis 2 1/4 Jahre)	209 Würfe = ca.	21,0% aller Würfe
Mittlere Altersklasse (von 2 1/4 bis 5 1/4 Jahre) . .	592 Würfe = ca.	59,5% aller Würfe
Ältere Hündinnen (5 1/4 Jahre und älter)	194 Würfe = ca.	19,5% aller Würfe
Insgesamt . . .	995 Würfe	100,0%

Um eine möglichst differenzierte Darstellung der Wurfgrössen-Abhängigkeit vom Alter der Hündinnen zu erhalten, habe ich die Einteilung in Altersabschnitte sehr eng gefasst, wie es das Histogramm (Abb. 7, Seite 669) zeigt. Zusätzlich wurde die Zusammenfassung in die drei grösseren Altersgruppen ausgewertet und in das graphische Bild einbezogen.

Wie das Histogramm vor Augen führt, ergibt sich selbst bei der Abstufung in schmale Wurfaltersektoren eine deutliche, nur wenig gestörte Reduktion der durchschnittlichen Welpenzahl von 8 auf 5,6 Welpen pro Wurf. Innerhalb der grösseren Intervalle findet man eine Verminderung des Wurfmittels von 7,11 Welpen/Wurf bei den jungen Hündinnen über 6,87 Welpen/Wurf in der mittleren Altersklasse auf 6,03 Welpen/Wurf bei den älteren Hündinnen. Die durchschnittliche Welpenzahl pro Wurf aus dem gesamten Material von 6,76 Welpen/Wurf wird am stärksten angenähert in der mittleren Altersklasse angetroffen. Wenn die 15 sehr alten Hündinnen im Alter von 8 bis 10 2/12 Jahre gesondert betrachtet werden, verringert sich das Wurfmittel weiter auf 4,5 Welpen pro Wurf.

Dieses Ergebnis steht somit erwartungsgemäss in guter Übereinstimmung zu jenem, das sich bei der Untersuchung von Hündinnen mit wiederholter Wurfabfolge ergeben hat. Die Gleichartigkeit der Befunde kann als eine Verstärkung der Signifikanz angesehen werden.

Darüberhinaus konnte unter Anwendung der gleichen statistischen Methode (Test gegen Trend) eine sehr hohe Sicherheitswahrscheinlichkeit für die Reduktion der durchschnittlichen Welpenzahl pro Wurf bei zunehmendem Alter der Hündin erbracht werden: die 1 % — Grenze der Normalverteilung wird von dem errechneten Wert für T = — 7,46 (1 % — Grenze = — 2,33) bedeutend unterschritten.

f) *Abhängigkeit der Wurfgrösse von der genetischen Disposition der Hündinnen und der Deckrüden*

Aus einem statistischen Material, wie es mir in den Wurfkontrollberichten bei den Berner Sennenhunden zur Verfügung stand, die spezifische Bedeutung von Erbfaktoren für bestimmte biologische Ereignisse wie die Wurfgrösse oder die Häufigkeit von Totgeburten herauszufinden, ist eine etwas heikle Aufgabe. Die Variationsbreite, in der uns die Körpergrösse der Rassen entgegentritt, und der festgestellte Einfluss der Rassengrösse auf die durchschnittliche Welpenzahl pro Wurf lassen zwar für die ganze Art eine primär genetische Ursache erkennen. Innerhalb der verschiedenen Rassen jedoch eine besondere Disposition zu hohen oder niederigen Würfen bzw. zu einem mehr oder weniger grossen Anfall von Totgeburten aufzuzeigen, wird dadurch erschwert, dass man nicht den Einfluss von Ernährung und Haltung der Tiere eliminieren kann. Die nachfolgend interpretierten Befunde bei den Berner Sennenhunden schliessen daher, soweit sie auf eine überwiegend genetische Disposition hinzuweisen scheinen, einen gewissen Unsicherheitsfaktor ein.

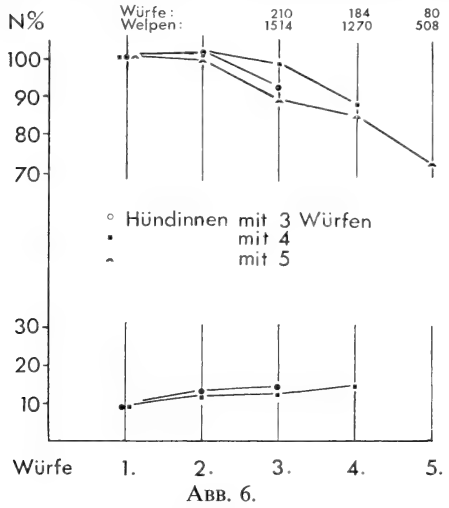


Abb. 6.

Berner Sennenhunde: Abhängigkeit der Wurfgrösse und der Totgeburten von der mehrfachen Wurfabfolge einer Hündin.

Aus dem gesamten Material von 469 Hündinnen wurden jene Tiere herausgezogen, die, neben kleineren Würfen, *wiederholte*, d.h. mindestens zwei Würfe zu 10 und mehr Welpen aufzuweisen hatten. Das gleiche geschah in Bezug auf solche Hündinnen, die, neben grösseren Würfen, *wiederholte*, d.h. ebenfalls mindestens zwei Würfe zu 1 bis 3 Welpen hervorgebracht hatten. Um später eine evtl. Disposition der Deckrüden überprüfen zu können, vermerkte ich ausserdem die Namen aller an diesen hohen und niederigen Würfen beteiligten Väter.

Im Hinblick auf die Wurfgrösse kam ich bei den Hündinnen mit überwiegend grossen Würfen zu nachstehenden Ergebnissen:

— Unter den 33 Hündinnen erscheinen 11, die keinen Wurf unter 10 Welpen erbracht hatten, das sind 33 1/3 Prozent. Dass es sich hierbei nicht um solche Hündinnen handelt, bei denen die stets hohe Wurfzahl das zufällige Ergebnis von nur 2 Würfen darstellt, geht daraus hervor, dass 4 dieser 11 Hündinnen mit 3 Würfen zu 10 und mehr Welpen vertreten sind, eine Hündin sogar mit 4 extrem hohen Würfen.
— Von insgesamt 121 Würfen sind 79 solche zu 10 und mehr Welpen = 65,3% aller Würfe.

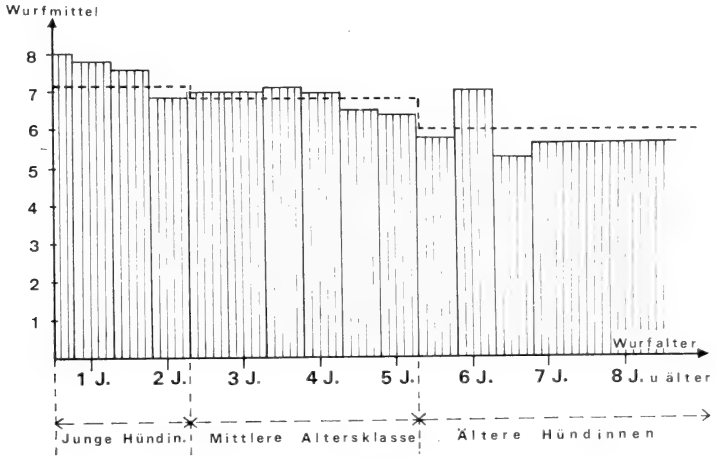


ABB.7.

Berner Sennenhunde: Abhängigkeit der Wurfgrösse vom Wurfalter der Hündin. (Auswertung von 995 Würfen mit 6724 Welpen = durchschnittl. Welpenzahl pro Wurf von 6,76).

Die entsprechenden Befunde bei den Hündinnen mit überwiegend kleinen Würfen lauteten:

— Unter den 21 Hündinnen sind 10 mit keinem Wurf grösser als 3, das sind etwa 48 Prozent. Dass nur eine Hündin die Zahl von 3 dieser extrem niederigen Würfe erreicht, ist von geringerer Bedeutung, da die gesamtdurchschnittliche Wurfzahl nur 3,1 beträgt.
— Einer Gesamtwurfzahl von 65 Würfen stehen 45 Würfe zu 1 bis 3 Welpen gegenüber = 69,2% aller Würfe.

Den Einfluss des Genoms der Deckrüden auf die hinsichtlich der Wurfgrösse abnormen Würfe könnten nachstehende Angaben deutlich machen:

— Von den 79 Würfen zu 10 und mehr Welpen, an denen 41 Rüden beteiligt sind, entfallen 27 Würfe = etwa 34% auf nur 6 markante Väter, was einem Anteil von 14,6% entspricht.

— Von den 45 Würfen zu 1 bis 3 Welpen mit 23 beteiligten Deckrüden entfallen 19 Würfe = etwa 42% auf nur 4 Väter, das sind 17,4% aller an den niederigen Würfen beteiligten Rüden.

Um die Frage nach dem Vorhandensein einer Rüden-Disposition noch weiter abzuklären, habe ich schliesslich 6 der an den extrem hohen und extrem niederigen Würfen beteiligten Rüden herausgegriffen und die Gesamtzahl von 995 Würfen in neun Jahren auf deren Einflussnahme auf die Wurfgrösse hin über-

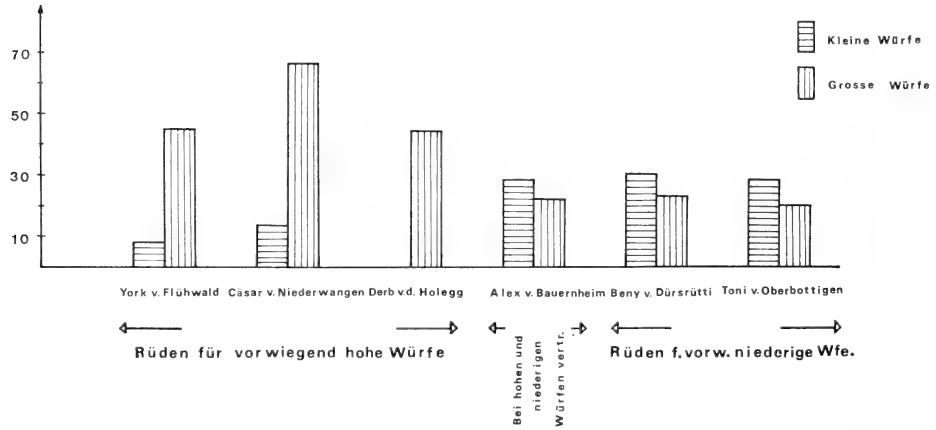


Abb. 8.

Berner Sennenhunde: Beziehung markanter Deckrüden zur Wurfgrösse.

prüft. Von den 10 markanten Rüden wurden ausgewählt: 3 mit den hohen und 2 mit den niederigen Würfen verbundene Rüden sowie ein Rüde, der durchgehend vertreten war.

Das Ergebnis dieser Untersuchung zeigt die obenstehende graphische Darstellung (Abb. 8):

— Die drei an den hohen Würfen beteiligten Rüden erbringen auch im Hinblick auf ihre gesamten Deckeinsätze überwiegend grosse Würfe zwischen 44% und 66%.

— Die beiden mit den niederigen Würfen verbundenen Rüden lassen dagegen, obschon weniger deutlich, eine Tendenz zu kleinen Würfen erkennen. Ihr Anteil an den grossen Würfen beträgt nur 20 bzw. 23%.

— Der sowohl bei den hohen als auch bei den niederigen Würfen auftretende Rüde Alex v. Bauernheim weist eine Wurfgrössen-Verteilung auf, die der prozentualen Verteilung der Wurfgrössen aus dem gesamten Material weitgehend entspricht.

4. Zusammenfassung

An einigen Hunderassen, deren Körpergrösse eine Abstufung von den grössten Vertretern der Art bis zu den Zwergformen zeigt, wurden anhand eines umfangreichen statistischen Materials — Wurfmeldungen aus mehreren Jahren — Untersuchungen über Wurfgrössen, Geschlechter-Verhältnis und Totgeburten angestellt. Dabei zeigte sich:

a) Zwischen der Körpergrösse der Hunderassen und der durchschnittlichen Welpenzahl pro Wurf bestehen korrelative Beziehungen, die einen Trend zu kleineren Würfen mit abnehmender Grösse der Tiere, bezogen auf die Widerristhöhe, erkennen lassen.

b) Die prozentuale Verteilung der Wurfgrössen kann nur approximativ durch eine Normalverteilung wiedergegeben werden, wobei den kleinen Rassen eine zunehmende Schiefe der Verteilung über den Schwerpunkt hinaus zukommt.

c) Für den positiven Einfluss einer qualitativ richtig zusammengesetzten Ernährung der Hunde und optimaler Milieubedingungen auf die Wurfgrösse erbrachte meine Untersuchung an Pudeln eine hohe Wahrscheinlichkeit.

d) Bei Hündinnen mit 3 und mehr aufeinanderfolgenden Würfen führt die steigende Wurfabfolge zu einer Reduktion der Wurfgrösse und zu einer rapiden Zunahme der Totgeburten (aufgezeigt an Berner Sennenhunden).

e) Die Reduktion der durchschnittlichen Welpenzahl pro Wurf konnte mit hoher Signifikanz bei der gleichen Rasse wie zuvor auch mit zunehmendem Wurfalter der Hündin ermittelt werden.

f) Eine genetische Disposition zu hohen und niederigen Würfen liess sich mit gewissen Vorbehalten bei Berner Sennenhunden und Appenzeller Sennenhunden, sowohl in Bezug auf die Hündinnen als auch auf die Deckrüden, feststellen.

Résumé

Une étude statistique du nombre de petits par portée, de la sex-ratio et de la fréquence des morts-nés a été faite sur une série de races de chiens des tailles les plus diverses:

a) Le nombre de jeunes par portée est en relation avec la taille, les races les plus petites ayant des portées plus petites.

b) La distribution des fréquences, en ce qui concerne le nombre de jeunes par portée, ne correspond pas toujours à une distribution normale: chez les petites races, elles diminuent brusquement pour les valeurs au-dessus de la valeur modale.

c) Un régime alimentaire équilibré et des conditions de milieu optimum ont très probablement une influence positive sur la dimension des portées (chez le caniche).

d) Après la troisième portée, le nombre des petits diminue graduellement et les morts-nés deviennent plus fréquents (chez le berger bernois).

e) La dimension moyenne des portées diminue aussi avec l'âge de la chienne.

f) Chez le berger bernois et le berger appenzellois, le nombre de petits par portée semble être déterminé par l'hérédité de la femelle et celle du mâle, mais d'autres facteurs peuvent entrer en ligne de compte.

Summary

Using certain races of dogs in which there is a gradual reduction in body-size between the largest and the dwarf species, it has been possible with the aid of abundant statistical material to study the number of pups over several years, litter-size, sex-proportions and still-births. The results show:

a) There appears a correlation between body-size and the average number of pups per litter. This shows a trend for smaller litters as body-size decreases.

b) Distribution of litter-size can only be approximately illustrated by a normal distribution curve in which the smaller races are increasingly displaced from the centre of gravity.

c) A positive influence of qualitatively correctly composed dog-food and optimal conditions of the environment on litter-size appears highly probable according to our experiences with poodles.

d) In bitches with three and more successive litters, increase in litters leads to a decrease in litter-size and a rapid increase in stillbirths (demonstrated with Bernese farm-dogs).

e) Reduction of average litter-size per litter was also established significantly in relationship to the increasing age of the bitch in the same species.

f) A genetically controlled disposition as to high or low litter-size could be established with caution in both Bernese and Appenzeller farm-dogs not only with regard to bitches but also to the sires.

LITERATUR

KREYSZIG, E. 1968. *Statistische Methoden und ihre Anwendungen.* Vandenhoeck & Ruprecht, Göttingen.

PFANZAGL, J. 1968. *Allgemeine Methodenlehre der Statistik II.* Sammlung Göschen, Berlin.

RÄBER, H. 1968. *Brevier neuzeitlicher Hundezucht.* Paul Haupt, Bern.

SEIFERLE, E. 1960. *Neue Hundekunde.* Albert Müller, Rüschlikon-Zürich.

— 1957. *Aus der frühesten Jugend des Hundes.* Schweizer Hundesport, 73: 21.

N° 27. **P. Lüps** und **W. Huber.** — Metrische Beziehungen zwischen Kopf- und Rumpflänge beim Haushund. (Mit 4 Abbildungen)

Naturhistorisches Museum Bern

1. FRAGESTELLUNG

Das Schädelbild der Caniden, und zwar sowohl der Wildcaniden, wie der sich durch eine enorme Formenmannigfaltigkeit auszeichnenden Haushunde, bildet seit langer Zeit immer wieder den Gegenstand morphologischer Untersuchungen, wovon eine kaum übersehbare Zahl von Publikationen Zeugnis ablegt. Um artspezifische, sowie durch Wachstum oder Domestikation bedingte Veränderungen des Schädels besser erfassen zu können, musste jeweils ein Bezugmass gesucht werden, welches aus verschiedenen Gründen am Schädel gewählt wurde, wobei v.a. folgende Masse zur Diskussion standen:

— *Hirngewicht*, *Hirnkapazität* (Hirnvolumen) und idealer Hirndurchmesser $3\sqrt{\text{Hirnkapazität}}$).

Das Gehirn, für den Körper ein Organ von zentraler Bedeutung, wird als Bezugsmass sehr häufig verwendet, wobei die grössenbedingten Beziehungen von Hirn- und Körpergewicht wiederholt eingehend untersucht wurden (HALLER 1762, SNELL 1891, KLATT 1913, 1955, STEPHAN 1954, RÖHRS 1959, STOCKHAUS 1962 u.a.). Dabei bleibt immer zu berücksichtigen, dass das relative Hirngewicht des Haushundes als Folge der Domestikation deutlich niedriger ist als dasjenige von Wildwölfen (RÖHRS 1961).

— Die *Basilarlänge*, früher durch viele Haustierforscher zu vergleichenden Untersuchungen herangezogen, ist deshalb als Bezugsgrösse nicht geeignet, weil bekanntlich die Gesichtsschädellänge (Schnauzenlänge) beim Haushund stark variiert. KLATT (1913), HUBER (1952), STOCKHAUS (l.c.) u.a. haben wiederholt auf die Unzulänglichkeit dieser Messstrecke hingewiesen.

— *Hirnstammbasis.* Die basalen Teile des Gehirnschädels haben sich als weit weniger variabel erwiesen als diejenigen des Gesichtsschädels (OBOUSSIER 1958) und so erscheint besonders diese den hinteren Teil des phylogenetisch alten Gehirnstammes (PORTMANN 1965) unterlagernde Schädelpartie als geeignetes Bezugsmass (HUBER 1947, 1948, 1952).

Bei der Verwendung all dieser Masse wurde immer wieder die Frage aufgeworfen, inwieweit sie für die Grösse des Gesamtorganismus repräsentativ sind. Dies gilt besonders bei der Untersuchung extremer Wuchsformen beim Haushund (KLATT 1948, 1958). Bei der Betrachtung des Schädelbildes allein kann z.B. keine Aussage gemacht werden, ob die bekannte Verkürzung der Schnauze bei der Bulldogge den Gesichtsschädel allein betrifft, oder ob sie sich nicht noch weiter nach hinten in den Bereich des basalen Neurocraniums erstreckt und somit auch der Gehirnschädel eine Verkürzung erfährt. Die gleiche Unsicherheit stellt sich beim Studium des extrem dolichocephalen Barsoischädels ein, gleichsam mit umgekehrtem Vorzeichen.

Es galt deshalb, die Stabilität der von HUBER (l.c.) eingeführten Hirnstammbasis als Bezugsmass zu testen, d.h. deren Länge mit Messstrecken ausserhalb des Kopfes zu vergleichen. Zu diesem Zweck wählten wir die Länge der Hals-Rumpfwirbelsäule und ferner die Beckenlänge, als ein Mass, das ausserhalb des Achsenskelettes liegt. Ist die zu erwartende Korrelation zwischen Hirnstammbasis und Rumpflänge, bzw. Beckenlänge bei extremen Rassetypen gestört oder zumindest gelockert, kann entschieden werden, ob die Bulldogge extrem kurzköpfig (brachycephal) oder lediglich kurzschnauzig (brachygnath), und der Barsoi wirklich langköpfig (dolichocephal) sind. Diesen Fragen soll in dieser Arbeit nachgegangen werden.

2. Material und Methode

Die Untersuchung beruht auf 100 Hundeskeletten- und Schädeln verschiedener Rassen aus der Sammlung der Albert Heim-Stiftung für kynologische Forschung im Naturhistorischen Museum Bern. Wir haben die Werte der folgenden Messstrecken ermittelt und miteinander verglichen:

— Hirnstammbasis,
— Hirnkapazität,
— Hals-Rumpfwirbelsäule *(Abb. 1)*,
— Beckenlänge.

Die Messgenauigkeit beträgt bei der Hirnstammbasis 1 mm, bei der Beckenlänge 2—4 mm. Becken- und Wirbelsäulenlänge wurden durchwegs an Rohskeletten gemessen, die Wirbelsäule mittels eines Messbandes, das wir an der

Ventralseite den Wirbelkörpern anlegten, wobei die Sacralwirbel nicht in die Messung einbezogen wurden. Die Messgenauigkeit betrug 5—10 mm, und ist damit relativ gesehen ebenso hoch wie jene bei den zwei andern Messstrecken. Die Gehirnkapazität wurde durch zweimaliges Füllen der Schädelkapsel mit feinem Bleischrot ermittelt.

Die meisten Rassen sind durch bloss ein Skelett vertreten, nur einige wenige durch 3 oder mehr. In den graphischen Darstellungen wurden lediglich die extre-

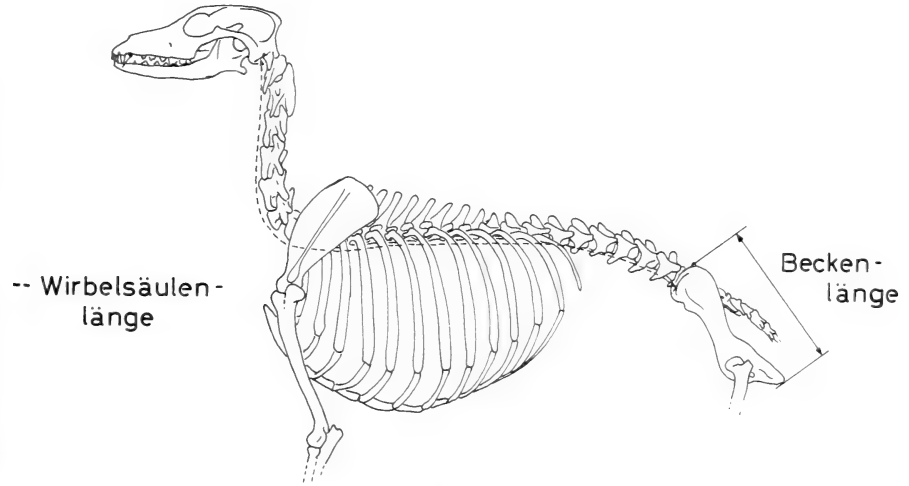


ABB. 1.

Die an den Rohskeletten gemessenen Bezugsstrecken Hals-Rumpfwirbelsäulenlänge und Beckenlänge.

men Wuchsformtypen besonders gekennzeichnet, v. a. im Hinblick auf offene Fragen in früheren Arbeiten.

3. ERGEBNISSE

Bei der Interpretation der erhaltenen Resultate gilt es zu berücksichtigen, dass die Variationsbreite des Haushundes mit total 100 Tieren nicht voll erfasst werden konnte und, es gewagt ist, auf einzelne Rassen mit nur wenigen Vertretern näher einzugehen.

a) Zunächst setzten wir die Länge der Wirbelsäule mit der Beckenlänge in Beziehung *(Abb. 2)*. Dabei ergab sich eine sehr enge Korrelation zwischen diesen beiden Grössen und der erhaltene Punkteschwarm kann durch eine Regressionsgerade mit der Steigung r=0,243 dargestellt werden. Es liegt einfache Allometrie vor, somit scheint es überflüssig, beide mit den Bezugsstrecken am Schädel zu vergleichen und in der Folge wurden die Schädelmasse nur mit der Wirbelsäule

in Beziehung gesetzt, da diese für unsere Betrachtungen im Vordergrund gestanden hatte.

b) *Hirnstammbasis*

Diese zu testende Strecke wurde, gleich wie die Beckenlänge mit der Wirbelsäule verglichen und im doppelt-logarithmischen Koordinatensystem zur Darstellung gebracht *(Abb. 3)*. Es zeigt sich dabei, dass die Daten durch die errechnete

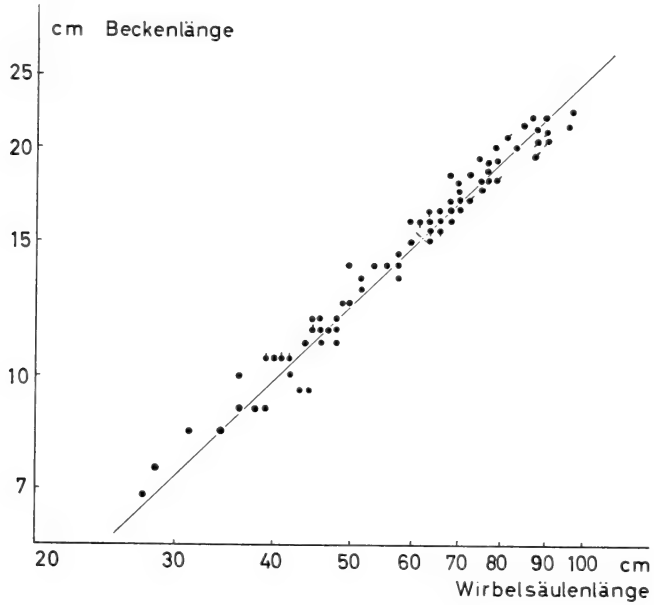


ABB. 2.

Das Verhältnis von Beckenlänge zu Wirbelsäulenlänge im doppelt-logarithmischen Koordinaten-system. r = 0,243. Speziell gekennzeichnet sind die 4 Rassen Barsoi (♀), Greyhound (♂), deutscher Boxer (♀) und französische Bulldogge (♂).

Regressionsgerade (r= 0,0767) zwar hinlänglich beschrieben werden (Varianzanalyse, HASELOFF-HOFFMAN 1965), der Punktschwarm aber einer Parabel zu folgen scheint, was besonders bei den niedrigen Werten auffällt. Gerade in diesem Bereich aber finden wir die Zwerghunde, die sich z. T. als extrem brachygnath erwiesen haben (Pekinese, Mops), und wahrscheinlich auch als brachycephal bezeichnet werden müssen (HUBER und LÜPS 1968). Auch der brachygnathe deutsche Boxer zeigt eine gewisse Tendenz zur Brachycephalie, doch ist dies beim ihm nicht so aus geprägt wie bei dem als extrem dolichocephal bezeichneten Barsoi, dessen drei Vertreter aus unserem Material deutlich unterhalb der Regressionsgeraden liegen. Soweit man das erhaltene Bild auf Grund des zahlenmässig

geringen Materials interpretieren darf, muss der russische Windhund als normal- bis kurzköpfig, nicht aber als langschnauzig bezeichnet werden (LÜPS und HUBER 1969).

c) *Hirnkapazität*

Um am Schädel einen zweiten Messbereich zu erfassen, haben wir den häufig verwendeten idealen Hirndurchmesser ($3\sqrt{\text{Hirnkapazität}}$) in unsere Untersuchung miteinbezogen. Dieses Mass bringt den Nachteil mit sich, dass es sich

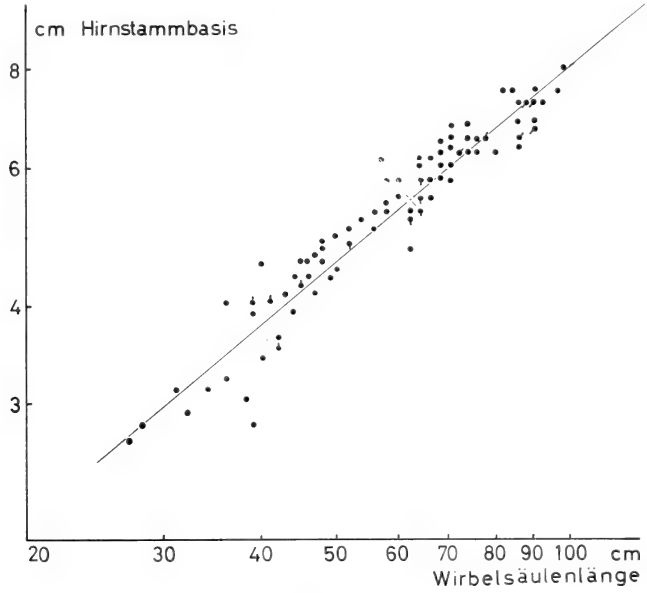


ABB. 3.

Hirnstammbasis/Wirbelsäulenlänge. r = 0,0767
Bezeichnungen wie in Abb. 2.

im Verhältnis zur Körperlänge nur in sehr engen Grenzen bewegt (3,5—5,1 cm). Dies hängt v. a. mit dem HALLER'schen Gesetz zusammen (KLATT 1913, RÖHRS 1958), wonach kleine Vertreter einer Art relativ grössere Gehirnvolumina besitzen als grosse. Der in Abb. 4 gezeigte Punktschwarm lässt eine Korrelation zwischen $3\sqrt{\text{Hirnkapazität}}$ und Wirbelsäulenlänge erkennen, wobei auch hier ein Absinken im unteren Kurventeil vorzuliegen scheint. Die französische Bulldogge liegt deutlich oberhalb der Regressionsgeraden, was besagt, dass sie im Vergleich zu den andern Rassen gleicher Körperlänge ein überdurchschnittlich grosses Hirnvolumen aufweist. Diese Tatsache deckt sich mit den Befunden STEPHANS (1954), wonach bei dieser Rasse ein über den Norm liegendes Hirnvolumen ausser Zweifel steht. Analog, aber weniger stark ausgeprägt liegt der Fall beim deutschen

Boxer: Sowohl aus den Angaben STEPHANS wie aus unserer Darstellung (Masse von 7 Tieren) geht hervor, dass sich auch diese Rasse bezüglich der Gehirngrösse vom Durchschnitt der Haushunde abhebt.

Der Barsoi dagegen, bereits durch die relativ kurze Hirnstammbasis gekennzeichnet, weist auch einen geringen Wert für $3\sqrt{\text{Hirnkapazität}}$ auf. Er müsste im Vergleich mit andern Rassen von analoger Wirbelsäulenlänge als Hund mit kleinem Gehirn bezeichnet werden. STEPHANS Untersuchungen haben aber gezeigt, dass Vertreter dieser Rasse durchschnittlich grössere Gehirne besitzen als „ Normalhunde ", d. h. solche mit vergleichbarem Körpergewicht. Weniger stark ausgeprägt finden wir diese Tatsache beim Greyhound wieder.

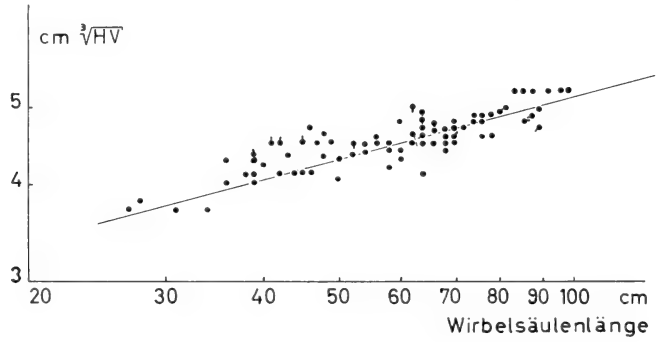


ABB. 4.

Idealer Hirndurchmesser ($3\sqrt{\text{Hirnkapazität}}$) / Wirbelsäulenlänge
r = 0,0159. Bezeichnungen wie in Abb. 2.

4. DISKUSSION

In der Folge soll die eingangs aufgeworfene Frage nach der Gültigkeit der Hirnstammbasis als verbindliche Bezugsstrecke am Beispiel des russischen Windhundes kurz erläutert werden, dessen Kopf-Körper-Beziehungen folgendermassen charakterisiert werden können:

— In Bezug auf die Wirbelsäulenlänge ist der Barsoi kurzköpfig und kleinhirnig, zudem ist das Becken leicht verkürzt.
— Dient das Körpergewicht als Bezugsmass, muss er als grosshirnig angesprochen werden (STEPHAN l. c.).
— Bezogen auf die Schulterhöhe zeigt er eine verlängerte Rumpfwirbelsäule (SEIFERLE 1962).

Aus diesen Befunden kann geschlossen werden, dass bei dieser Rasse ganz offensichtlich eine Verlängerung der Wirbelsäule vorliegt. Wird sie in unseren

Darstellungen um 5—10% „reduziert", d. h. nach links verschoben, so liegen die Punkte für diese Rasse in allen drei Fällen eng um die Regressionsgerade und heben sich vom Durschchnitt kaum ab. Aus diesem Grund scheint uns von den beiden am Körper gewählten Bezugsmassen die Beckenlänge als geeigneter. Zudem ist ihr aus rein praktischen Gründen der Vorzug zu geben, da sie leichter zu messen ist (auch an Zerfallskeletten) und die höhere Messgenauigkeit gewährleistet.

Was für die Beckenlänge als Bezugsmass am Körper selbst gesagt wurde, gilt in ähnlicher Weise auch für die Hirnstammbasis als Vergleichsstrecke am Schädel. Wenn die Streuung um die Regressionsgerade hier auch grösser zu sein scheint, welcher Eindruck durch die z. T. stark brachygnathen (und brachycephalen) Zwerghunde hervorgerufen wird, so ist die starke Korrelation doch unverkennbar. Auf den ersten Blick wirkt die $3\sqrt{\text{Hirnkapazität}}$ als noch besser korreliert und weniger starken Abweichungen unterworfen als die Hirnstammbasis. Aus folgenden Gründen scheint uns dieses Mass aber wengier günstig zu sein als die Hirnstammbasis: Infolge der engen Grenzen und der sehr geringen Steigung der Regressionsgeraden ist es nicht möglich zu sagen, ob ein Hund von z. B. 4,3 cm ($3\sqrt{\text{HK}}$) eine Wirbelsäule von 40 oder 70 cm besitzt. Die $3\sqrt{\text{Hirnkapazität}}$ als Bezugsmass muss bei Verwendung des gleichen Massstabes für die x- und y- Achse sehr stark gedrängte Punktschwärme ergeben. Bei der Hirnstammbasis sprechen, wie beim Becken, praktische Gründe für eine Verwendung als Bezugsstrecke: Sie ist auch bei schlecht präparierten oder leicht beschädigten Schädeln einfacher zu messen als das Hirnvolumen. Ohne Rücksicht auf einzelne Rassen kann gesagt werden, dass sich *die Hirnstammbasis als Strecke erwiesen hat, die nicht nur für die Untersuchungen von Längen- und Breitenproportionen am Kopf verbindlich ist, sondern auch mit der Beckenlänge, die sich ihrerseits als repräsentativ für die Körpergrösse erwiesen hat, in einem engen Zusammenhang steht.* Diese Angaben sollen mit zusätzlichem Material, das es noch zu beschaffen gilt, weiter gefestigt werden.

LITERATUR

HALLER, A. v. 1762. *Elementa physiologiae corporis humani* IV, Lausanne.

HASELOFF, O. W., H. J. HOFFMANN. 1965. *Kleines Lehrbuch der Statistik*, 2. Aufl. Berlin.

HUBER, W. 1947. *Die Veränderung der St. Bernhardsrasse in den vergangenen 140 Jahren.* Schw. Hundesport 63: 1—6.

— 1948. *Die Beurteilung der Hundeschnauze als genetisches Problem.* Arch. J. Klaus-Stift: XXIII: 486—492.

— 1952. *Die Beziehungen zwischen Kopflänge und Schnauzenlänge bei verschiedenen Hunderassen.* Arch. J. Klaus-Stift. XXVII: 211—216.

— und P. LÜPS. 1968. *Biometrische und entwicklungsmechanische Kennzeichnung der Brachycephalie beim Haushund.* Arch. J. Klaus-Stift. XLIII: 57—65.

KLATT, B. 1913. *Ueber den Einfluss der Gesamtgrösse auf das Schädelbild.* Arch. f. Entw.-mech. 36: 387—471.

— 1948. *Messend-anatomische Untersuchungen an gegensätzlichen Wuchsformtypen.* Arch. f. Entw.-mech. 143: 573—592.

— 1955. *Noch einmal: Hirngrösse und Körpergrösse.* Zool. Anzeiger 155: 215—232.

— 1958. *Die Schädelgestaltung bei reciproken Kreuzungen von Hunden gegensätzlicher Wuchsform.* Z. wiss. Zool. 161: 1—37.

LÜPS, P. und W. HUBER. 1968. *Biometrische Analyse des Baroi-Schädels.* Arch. J. Klaus-Stift. XLIII

OBOUSSIER, H. 1958. *Zur Kenntnis der Wuchsform von Wolf und Schakal.* Gegenbaurs Morph. Jahrb. 99.

PORTMANN, A. 1965. *Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere*, 3. Aufl. Basel.

RÖHRS, M. 1958. *Allometrische Studien und ihre Bedeutung für Evolutionsforschung und Systematik.* Zool. Anzeiger 160: 277—294.

— 1959. *Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung.* Z. wiss. Zool. 162: 1—95.

— 1961. *Allometrie und Systematik.* Zeitschr. f. Säugetierkunde 26: 130—137.

SEIFERLE, E. 1962. *Vom anatomischen Bau des Windhundes.* Schw. Hundestammb. 61: 1—33.

SNELL, O. 1891. *Die Abhängigkeit des Hirngewichts von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten.* Arch. f. Psychiatrie 23: 436—446.

STEPHAN, H. 1954. *Die Anwendung der Snell'schen Formel h=Ks.p auf die Hirn-Körpergewichtsbeziehungen bei verschiedenen Hunderassen.* Zool. Anzeiger 153: 15—27.

STOCKHAUS, K. 1962. *Zur Formenmannigfaltigkeit von Haushundschädeln.* Z. Tierz. u. Zücht.-Biologie 77: 223-228.

N° 28. **I. Wandeler** und **W. Huber.** — Zum Altersaufbau der bernischen Feldhasenbestände im Jahre 1967. (Mit 2 Abbildungen).

Zoologisches Institut der Universität Bern und Naturhistorisches Museum Bern.

EINLEITUNG

Beunruhigt durch die schlechten Hasenstrecken der letzten Jahre, trat 1966 der Jagdkreisverband Mittelland des kantonalbernischen Patentjägerverbandes mit der Anregung an uns heran, die möglichen Ursachen dieser Erscheinung zu untersuchen. Gleichzeitig stellte er uns die erforderlichen Mittel zur Verfügung und rief die lokalen Jägervereine zur Mitarbeit auf [1].

[1] Wir danken der Jegerschaft für die Mitarbeit und Herrn Jagdinspektor H. Schaerär für seine mannigfaltige Hilfe.

Wir hatten uns zunächst zu überlegen, wie wir an das gestellte Problem herantreten sollten. Natürlich fehlte es nicht an Hinweisen und Wünschen, welche Aspekte besonders zu studieren seien. Es war uns jedoch bald klar, dass wir, ehe spezielle Fragen bearbeitet werden können, durch das Studium des Altersaufbaus einen Einblick in die Zuwachsverhältnisse unserer Hasenpopulationen gewinnen mussten. Ausserdem wollten wir versuchen, uns Klarheit über das Ausmass des Hasenrückganges zu verschaffen.

Das Ausmass des Hasenrückganges

Nach der Jagdstatistik des Kantons Bern, die bis in das Jahr 1931 zurückgeht, erreichte die Zahl der Abschüsse im Jahre 1947 mit 21 000 Tieren einen Höchststand. 1948 wurde die Abschusszahl ertsmals auf 20 Tiere pro Jäger beschränkt, wobei allerdings der sog. gegenseitige Abschuss innerhalb der Jagdgruppen erlaubt war. Die Abschusszahlen sind in der Abb. 1 zusammengestellt und mit der Gesamtzahl der erlaubten Abschüsse (= Zahl der Patente × Zahl der erlaubten Hasen je Jäger) verglichen. Die Beschränkung hat sicher teilweise das Jagdresultat beeinflusst, besonders seit 1952, da der einzelne Jäger im Mittelland nur noch 8, später noch weniger Hasen abschiessen durfte. Da nun die sinkenden Abschusszahlen mindestens teilweise durch die genannten Beschränkungen bedingt sind, dürfen sie nicht ohne weiteres als repräsentativ für den Hasenrückgang gelten. In den Jahren seit 1960 verminderten sich jedoch die Abschüsse stetig, obwohl die Zahl der Jagdpatente allgemein zunahm. Daraus kann auf eine Bestandesabnahme geschlossen werden. — Die gesamtschweizerische Jagdstatistik zeigt übrigens ein sehr ähnliches Bild wie die bernische, mit einem Höchstand um 1947 und nachfolgender Reduktion der Abschüsse auf die Hälfte. — Auch vor dem jetzigen Tiefstand hat es niedrige Abschusszahlen gegeben, dies jedoch nicht über eine so lange Zeitspanne wie jetzt. Es ist deshalb nicht anzunehmen, dass wir uns jetzt lediglich in einem „populationsdynamischen Wellental" befinden, sondern dass wir es mit einem Hasenrückgang zu tun haben, der direkt oder indirekt auf die Einwirkung des Menschen zurückzuführen ist.

Material und Methode zur Ermittlung der Altersstruktur

Eine Methode, die sich zum Studium des Altersaufbaus einer Population bewährt hat, basiert auf der Bestimmung des Augenlinsen-Gewichtes. Sie wurde in den letzten 10 Jahren von einigen Autoren bei verschiedenen Säugetieren angewandt (Lord 1959, Rieck 1962, Walhovd 1965, 1966, u.a.). Das Linsengewicht nimmt in den ersten Lebensmonaten rasch, dann allmählich langsamer zu, auch nachdem das Tier erwachsen ist. Wir erhielten von den Jägern die in Formol (10%) fixierten Augen von 414 Tieren, die während der Jagdzeit (2. Oktober

bis 16. November) 1967 zum grössten Teil im bernischen Mittelland erlegt worden waren. Bezogen auf die Grösse des Gebietes ist unsere Stichprobe gering. Dies

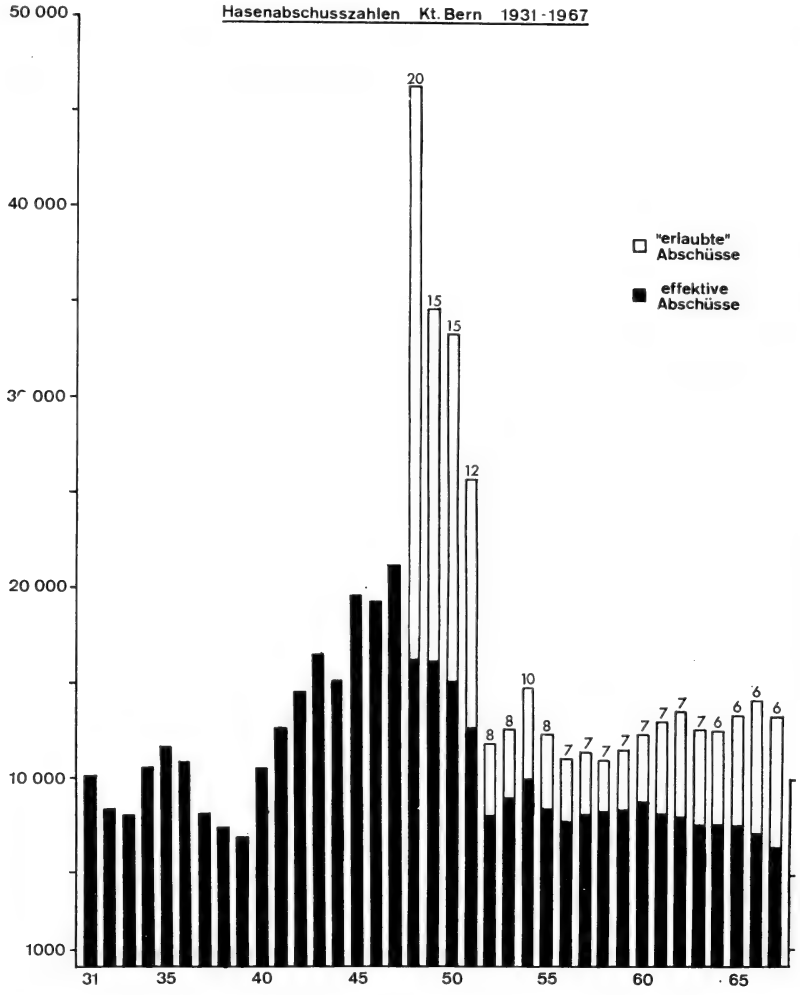


ABB. 1.

Hasenabschusszahlen im Kt. Bern von 1931-1967. Die rein theoretische Zahl der « erlaubten Abschüsse » wurde berechnet als Produkt der Jagdpatente × Zahl der erlaubten Abschüsse pro Jäger. Dieser zweite Faktor ist über den entsprechenden Säulen angegeben.

hängt mit dem Umstand zusammen, dass eben verhältnismässig wenig Hasen erlegt wurden und dass das Konservieren der Augen auf freiwilliger Basis erfolgte.

Die Linsen wurden herauspräpariert und in einem Wärmeschrank mit Luftzutritt bei einer Temperatur von 80° C 14 Tage lang getrocknet. Testreihen

zeigten uns, dass die Gewichte nach dieser Zeit annähernd konstant blieben. Da die getrockneten Linsen bei Zimmertemperatur rasch wieder Feuchtigkeit aufnehmen, erfolgte ihre Wägung unmittelbar nach der Entnahme aus dem Schrank. Die Wägegenauigkeit betrug 1 mg.

Der Altersaufbau

Der Altersaufbau, d.h. der Anteil verschiedener Altersklassen an einer Hasenpopulation kann exakt nur mit Hilfe markierter Tiere ermittelt werden. Mit der Bestimmung der Linsengewichte wäre eine differenzierte Aussage über die genaue Alterszusammensetzung erst möglich nach Überprüfung der Linsengewichtsstreuung bei gleichaltrigen Tieren. Wie die Abb. 2 zeigt, variierten die Linsengewichte unserer Feldhasen zwischen 89 und 410 mg, wobei die kleinsten Gewichte für die jüngsten, die grössten durchschnittlich für die ältesten Hasen repräsentativ sind. Zwischen den Gewichten von 262 mg und 270 mg erscheint eine deutliche Lücke. Die Tiere mit den Linsengewichten unterhalb 262 mg wurden im Abschussjahr gesetzt, die Tiere mit Gewichten über 270 mg sind älter. Zur Erklärung der Lücke zwischen den beiden Kategorien hilft die Betrachtung der Fortpflanzungs- und der Abschusszeit. Die ältesten im Herbst noch überlebenden Junghasen stammen aus dem ersten Satz im Februar oder März, sind also zur Jagdzeit 8 bis 9 Monate alt. Die jüngsten Althasen stammen aus den späten Sätzen des Vorjahres, d.h. aus dem Monat September (Boback 1963) und sind somit zur Jagdzeit etwa 12 Monate alt. Es fehlen also in der herbstlichen Hasenstrecke Tiere im Alter zwischen 8 und 12 Monaten, dementsprechend in Abb. 2 die Linsengewichte der betreffenden Altersklasse. Die Gruppe der juvenilen und der adulten Tiere lässt sich mit Hilfe der Linsengewichte bei sorgfältig angewandter Methode gut auseinanderhalten.

Der Junghasenanteil beträgt in unserem Material 53%, der Anteil der Adulten also 47%. Es stellt sich die Frage, ob diese Relation der wirklichen Zusammensetzung des Bestandes entspricht. Rieck (1967) konnte zeigen, dass bei einer Treibjagd die Junghasen etwas stärker betroffen werden als die Adulten, der Unterschied jedoch kaum ins Gewicht fällt. Wir können für unsere Jagdverhältnisse nichts über diese Fehlermöglichkeit aussagen. Wahrscheinlich sind in unserer Stichprobe die jüngsten Hasen, die zur Jagdzeit in der Grösse noch deutlich von den Adulten unterschieden und durch die Jäger geschont werden könnten, etwas zu schwach vertreten. Es gilt auch zu bedenken, dass wir in unserem Material Tiere aus Gebieten mit sehr unterschiedlichem Hasenbestand erfasst haben. Dabei erhielten wir aus den als günstig erachteten Gegenden wesentlich mehr Material als aus den schlechten, die eine abweichende Alterszusammensetzung aufweisen könnten. Das aus den Linsengewichten ermittelte Verhältnis von Alt- zu Junghasen kann mit den erwähnten Vorbehalten doch als

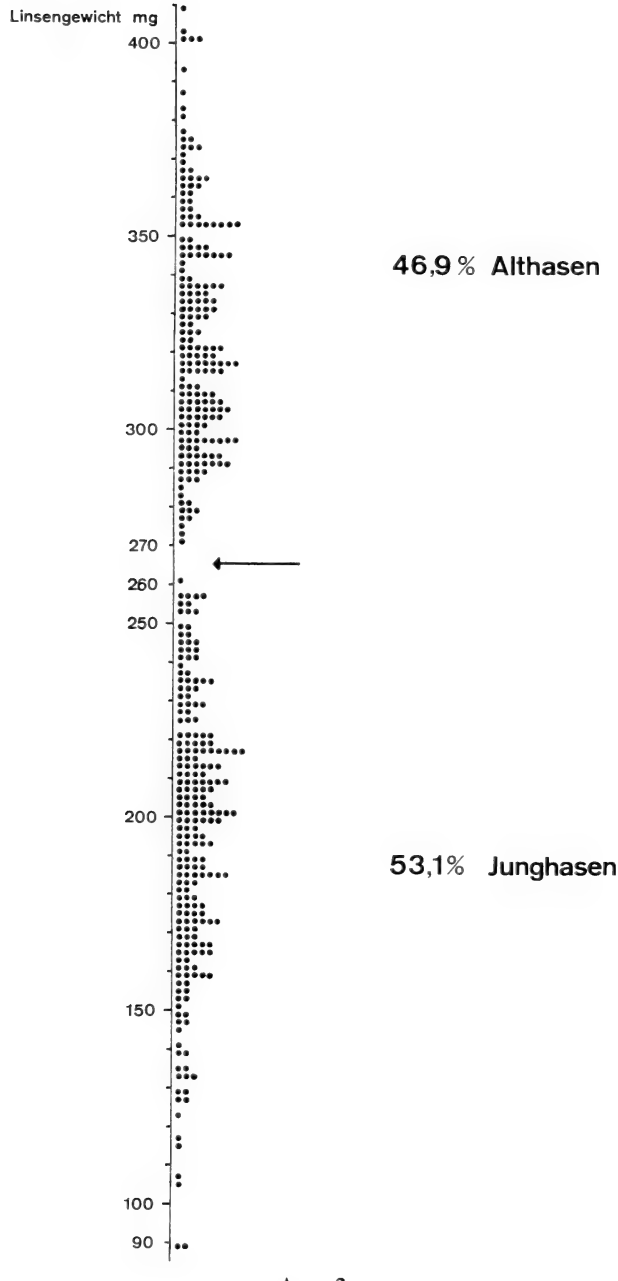


ABB. 2.

Linsengewichte von 414 Feldhasen, erlegt im Kanton Bern vom 2. Okt. bis 16. Nov. 1967. Ein Punkt bedeutet ein Individuum.

annähernd repräsentativ für den Bestand in den günstigeren Hasengebieten angenommen werden.

Das gefundene Zahlenverhältnis von 53% juvenilen zu 47% adulten Hasen sagt folgendes aus: Bei einem Geschlechterverhältnis von 1: 1 entfallen auf eine adulte Häsin 2,25 Junge, welche bis zur Jagdzeit überlebt haben. Bei dieser Rechnung wird die Sterblichkeit der Adulten während der Fortpflanzungsperiode nicht berücksichtigt. Die Zahl der überlebenden Jungen je Weibchen dürfte deshalb in Wirklichkeit etwas tiefer liegen. Nach Literatur setzt eine Häsin im Jahr durchschnittlich 7—9 Junge (RACZYNSKI 1964: 7—8, RIECK 1963: 9). Davon wären also im Kanton Bern deren 5—7 im Laufe des Sommers zugrunde gegangen. PUPPE (1966), MÖLLER (1967) und andere Autoren haben gezeigt, dass der Junghasenanteil im Herbst weitgehend vom Witterungsverlauf im Frühling und Sommer abhängt. Ein kalter und nasser Frühling soll direkt Verluste fordern, während im Sommer relativ tiefe Temperaturen und grosse Niederschlagsmengen die Anfälligkeit für Krankheiten besonders bei den Junghasen fördern. In einem sehr guten Hasenrevier Deutschlands variierte der Junghasenanteil in den herbstlichen Strecken von 52% bis 76% (RIECK 1966). Dabei entsprechen die 52% einem schlechten Jahr mit grossen Verlusten durch Kokzidiosebefall. Der von uns gefundene Junghasenanteil von 53% bedeutet weder guten noch sehr schlechten Zuwachs. Da jedoch bekannt ist, dass der Junghasenanteil auch in guten Revieren in extrem schlechten Jahren auf 30% absinken kann (RIECK 1963), reicht unser Befund an der Hasenstrecke eines einzelnen Jahres für die Beurteilung des bernischen Hasenbestandes nicht aus. Wir sind daran, diese Untersuchungen weiterzuführen. Es gilt nun herauszufinden, ob die Nachwuchsrate in unserem Gebiet überhaupt viel grösser sein kann und ob sie in sehr ungünstigen Jahren viel tiefer liegt.

Der von uns gefundene Zuwachs von ca. 2 Jungen pro Hasenpaar gestattet noch keine Aussagen über die wirklichen Vermehrungsverhältnisse. Es wäre nötig, die Winterverluste und ausserdem die Sommerverluste bei den Althasen zu erfassen. Zudem fehlen Bestandesschätzungen. Bis jetzt ist es nicht möglich zu wissen, ob der ermittelte Zuwachs im Jahre 1967 überhaupt ausreichend gewesen wäre, um alle Verluste (inklusive Jagd !) zu kompensieren.

LITERATUR

BOBACK, A. W. 1963. *Der Feldhase und seine Hege*. Arbeitsgem. f. Jagd-u. Wildforschung. Merkbl. Nr. 4. Berlin.

LORD, R. D. 1959. *The lens as an indicator of age in cottontail rabbit*. J. Wildl. Mgmt. 23: 358—360.

MÖLLER, D. 1967. *Der nutzbare Zuwachs des Hasen in Abhängigkeit von regionalen Klimaunterschieden*. Arch. Forstwes. 16: 927—930. Berlin.

PUPPE, K. 1966. *Untersuchungen über die Variationsbreite des nutzbaren Zuwachses des Hasen in Abhängigkeit von regionalen Klimaunterschieden.* Beitr. Jagd-u. Wildforsch. V, Tagungsber. Nr. 90: 109-117. Berlin.

RACZYŃSKI, J. 1964. *Studies on the European Hare. V. Reproduction.* Acta Theriol. 9: 305—352.

RIECK, W. 1962. *Analyse von Feldhasenstrecken nach dem Gewicht der Augenlinse.* Suppl. Ricerche di Zool. Appl. alla Caccia 4: 21-29.

— 1963. *Die jagdliche Nutzung des Hasenbesatzes.* Schriftenr. d. Forstl. Fak. d. Univ. Göttingen 33: 137—143.

— 1966. *Zuwachs und Abschuss beim Hasenbesatz des Reviers Biebesheim a. Rh.* Beitr. Jagd-u. Wildforsch. V, Tagungsber. Nr. 90: 95-98. Berlin.

— 1967. *Ergebnisse der Untersuchung von Feldhasenstrecken.* Transact. VII. Congr. Int. Union Game Biolog.: 383—388. Belgrad.

WALHOVD, H. 1965. *Age Criteria of the Mountain Hare (Lepus timidus L.).* Meddelelser fra Statens viltundersøkelser. 2. serie, nr. 22. Orkanger.

— 1966. *Reliability of Age Criteria for Danish Hares. (Lepus europaeus Pallas).* Dan. Rev. of Game Biol. 4: 106-128. Copenhagen.

N° 29. **A. Wandeler** und **W. Huber.** — Gewichtswachstum und jahreszeitliche Gewichtsschwankungen bei Reh und Gemse [1]

(Mit 4 Abbildungen)

Aus dem Institut für vergleichende Neurologie der veterinär-medizinischen Fakultät der Universität Bern und aus dem Naturhistorischen Museum Bern.[2]

1. EINLEITUNG

Gewichte, Gewichtsentwicklung und jahreszyklische Gewichtsschwankungen von grösseren Wildsäugetieren sind bisher nur wenig erforscht worden. Soweit Untersuchungen vorliegen, stützen sie sich auf ein zahlenmässig geringes Material. Nützlich sind kontinuierliche Messerien an gefangengehaltenen Tieren. Solche Angaben wurden von BUBENIK (1959) für Rehe und von WOOD et al. (1962), MCEWAN and WOOD (1966) und MCEWAN (1968) für amerikanische Cerviden publiziert. Die Resultate lassen sich nicht ohne weiteres auf freilebende Tiere übertragen. In freier Wildbahn können aber nicht in regelmässigen Abständen immer wieder dieselben Individuen gemessen werden. Um anhand getöteter Tiere verbindliche Aussagen zu machen, ist deshalb ein umfangreiches Material not-

[1] Mit Unterstützung des Schweizerischen Förderungsvereins des World Wildlife Fund (Reh) und des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

[2] Veröffentlichung Nr. 4 im Rahmen des Gemsforschungsprogramms des Naturhistorischen Museums Bern.

wendig. Solche Untersuchungen sind die unerlässliche Vorausetzung für den Vergleich von Grösse, Nährzustand und relativen Organgewichten einzelner Individuen bei oekologischen oder epidemilogischen Arbeiten. Wir stellten uns deshalb die Aufgabe, diese Vergleichsgrundlage bei zweien unserer Untersuchungsobjekte, dem Reh und der Gemse, durch Gewichtsanalysen und Schädelmessungen an einem möglichst grossen Material zu schaffen.

2. Material und Methoden

Wir sammelten Gewichts- und Messdaten von 178 Rehkitzen im Alter von wenig Stunden bis zu drei Monaten, von 276 älteren, gesunden Rehen und von 244 kranken Tieren. Dieses Material wurde in den Jahren 1964 bis 1969 im Berner Mittelland, hauptsächlich in der näheren und weiteren Umgebung von Bern und im Emmental gefunden bzw. erlegt. Das Gemsmaterial ist mit 130 Tieren spärlicher, was hauptsächlich mit den Schwierigkeiten der Gemsjagd zusammenhängt. Die Tiere wurden in den Jahren 1962 bis 1969 gesammelt. Sie stammen zum Teil aus dem eidgenössischen Bannbezirk Augstmatthorn (Berner Oberland), zum Teil aus den Kantonen Wallis (Aletschbann, Seehorn, Turtmanntal) und Schwyz (Mythen) [1].

Diese Publikation gibt Auskunft über die Körpergewichte und die Basilarlänge des Schädels (siehe unten). Unter Körpergewicht verstehen wir das Gewicht des ganz ausgeweideten Tieres im Fell. Damit werden zwar die beträchtlichen jahreszeitlichen Unterschiede an Eingeweidefett nicht erfasst, doch ist es auf diese Weise auch nicht nötig, den Füllzustand des Magen-Darmtraktes zu berücksichtigen. Die gewonnenen Messdaten werden hier graphisch wiedergegeben. Die Graphika geben Aunskunft über die Gewichtsmittelwerte, die absolute Streuung und die mittlere quadratische Abweichung bei verschiedenen Altersklassen beider Geschlechter. Kranke Tiere sind dabei besonders gekennzeichnet.

3. Befunde beim Reh

a) *Basilarlänge* (Abb. 1)

Als Basilarlänge wird die Strecke zwischen dem Vorderrand des Foramen occipitale und dem vorderen Ende des Intermaxillare bezeichnet (Huber 1952; Sägesser 1967). Schädel und übriger Körper wachsen nicht isometrisch. Bei gleichaltrigen Tieren kann die Basilarlänge aber doch als Mass für die Körpergrösse genommen werden.

---

[1] Wir danken den Herren Jagdinspektoren der Kantone Bern (H. Schaerer), Schwyz (J. Wiget) und Wallis (E. Schmid) herzlich für ihre tatkräftige Hilfe.

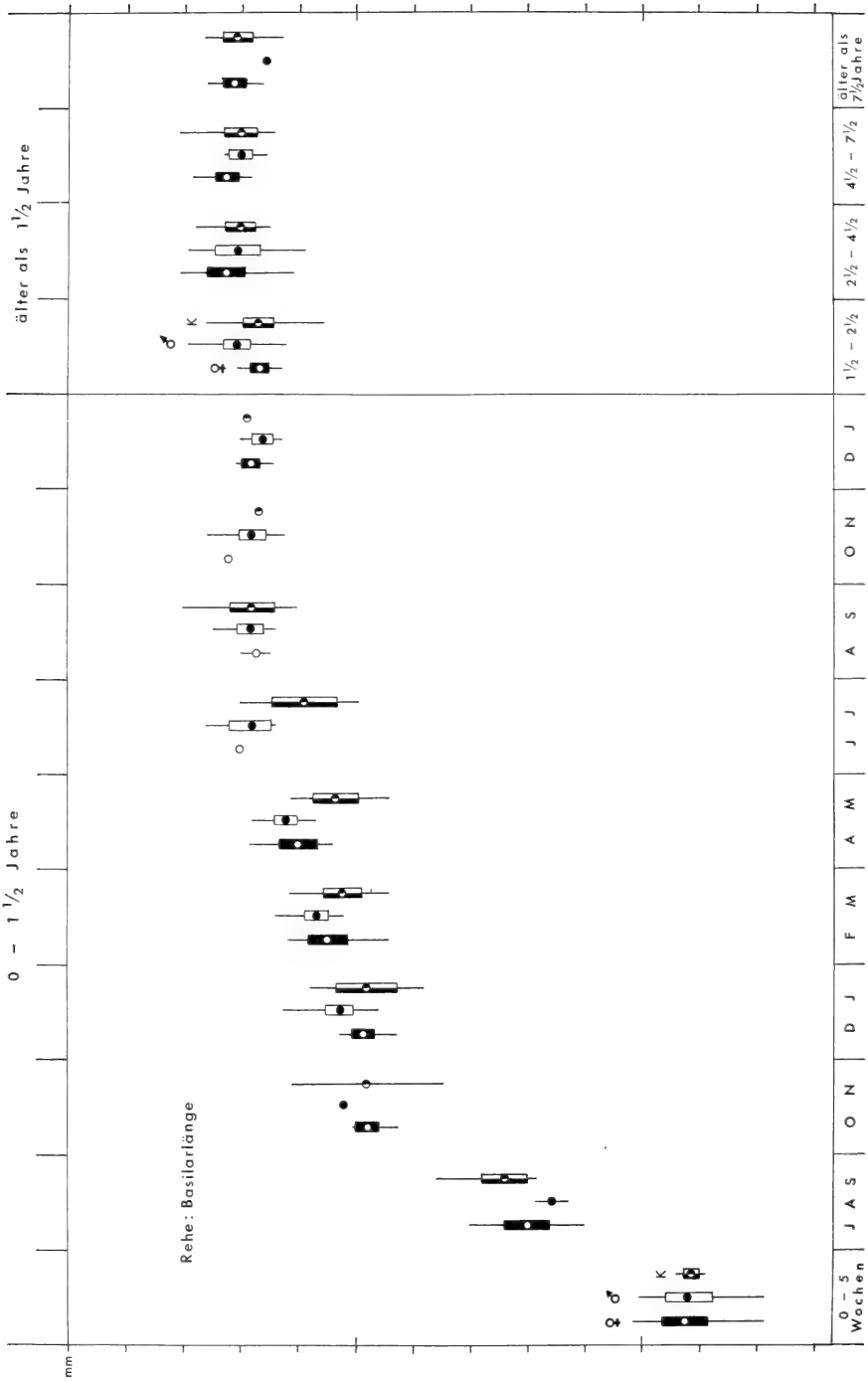


ABB. 1.

Schädelwachstum beim Reh. Ordinate: Basilarlänge, Abszisse: Alter in Wochen, Monaten bezw. Jahren. Bei den Tieren bis zum Alter von 1½ Jahren beziehen sich die Mittelwerte auf Altersgruppen von je zwei Monaten. Diese sind durch die Anfangsbuchstaben gekennzeichnet.
K = Kranke Tiere beiderlei Geschlechtes.
Punkte: Mittelwerte bezw. Einzelwerte; senkrechte Geraden: absolute Streuung; Rechtecke: mittlere quadratische Abweichung.

Die mittlere Basilarlänge von 5 nur wenige Stunden alten Rehkitzen beträgt 80,5 mm (78—85 mm). Bis in den Oktober steigt sie auf 150 mm an und erreicht bei einjährigen Tieren 170 mm. Die spätere Zunahme um 2 mm ist nicht mehr signifikant. Auf Grund der Basilarlänge lässt sich für Einzelindividuen über einem Jahr keine Altersdiagnose mehr geben. In der Abb. 1 erscheinen auch die Basilarlängen von 104 an Infektionen (inklusive Durchfall) erkrankten Rehen. Bei Tieren, die älter al seinjährig sind, unterscheiden sie sich nicht von denjenigen gesunder Individuen. 8 bis 11 Monate alte Tiere dagegen, sind signifikant kleiner als gesunde. Ihre Basilarlängen unterscheiden sich nicht von denjenigen gesunder Kitze der Monate Dezember und Januar (6—7 Monate alt). Es handelt sich möglicherweise um Tiere, die Anfang Winter erkrankten und seither nicht mehr weiter wuchsen. Darunter befinden sich aber auch einige Rehe mit akuten bakteriellen Infektionen, was eine andere Deutung als ebenso wahrscheinlich zulässt. Bei ihnen könnte es sich um konstitutionell schon seit längerer Zeit schwache Kümmerer handeln, die nun nach dem ersten Winter einer Krankheit erlagen.

b) *Gewicht* (Abb. 2)

Das Gewicht kurz nach der Geburt vermähter Kitze beträgt im Mittel 0,93 kg. Auffällig ist die grosse Variabilität von 0,50 bis 1,26 kg. Sie lässt sich übrigens schon *in utero* feststellen, besonders bei Drillingen. In der Abb. 2 wurde der Mittelwert aller vermähten, also bis 5 Wochen alten Kitze aufgetragen. Er liegt bei 2,16 kg. Die ersten Lebensmonate sind durch einen rapiden Gewichtsanstieg charakterisiert. Die Tiere erreichen dabei bis zum Dezember ein mittleres Gewicht von 11,5 kg. Dann folgt ein Plateau in der Gewichtskurve — nicht aber im Schädelwachstum — und sogar ein leichtes Absinken. Erst im April werden die Tiere wieder schwerer. Im Sommer beteiligen sich die nun einjährigen Rehe an der Brunft. Dies ist wohl der Grund für die relativ niedrigen Gewichtswerte. Im Oktober zeigen die nun anderthalbjährigen Rehe die höchsten Gewichte. Darauf folgt wieder eine Gewichtsabnahme bis zum März. Ältere Tiere folgen prinzipiell dem gleichen Rhythmus mit je einem Maximum im Juni—Juli und im Oktober, und mit Tiefpunkten im März und weniger deutlich im August, also zur Brunftzeit. Die Rehgeissen sind durchschnittlich etwas leichter als die Böcke.

4. Befunde bei der Gemse

a) *Basilarlänge* (Abb. 3)

Da Gemskitze in unserem Material spärlich vertreten sind, können wir nur summarische Angaben über das Schädelwachstum machen. Immerhin können wir feststellen, dass die Basilarlänge frisch gesetzter Kitze diejenigen der Rehkitze

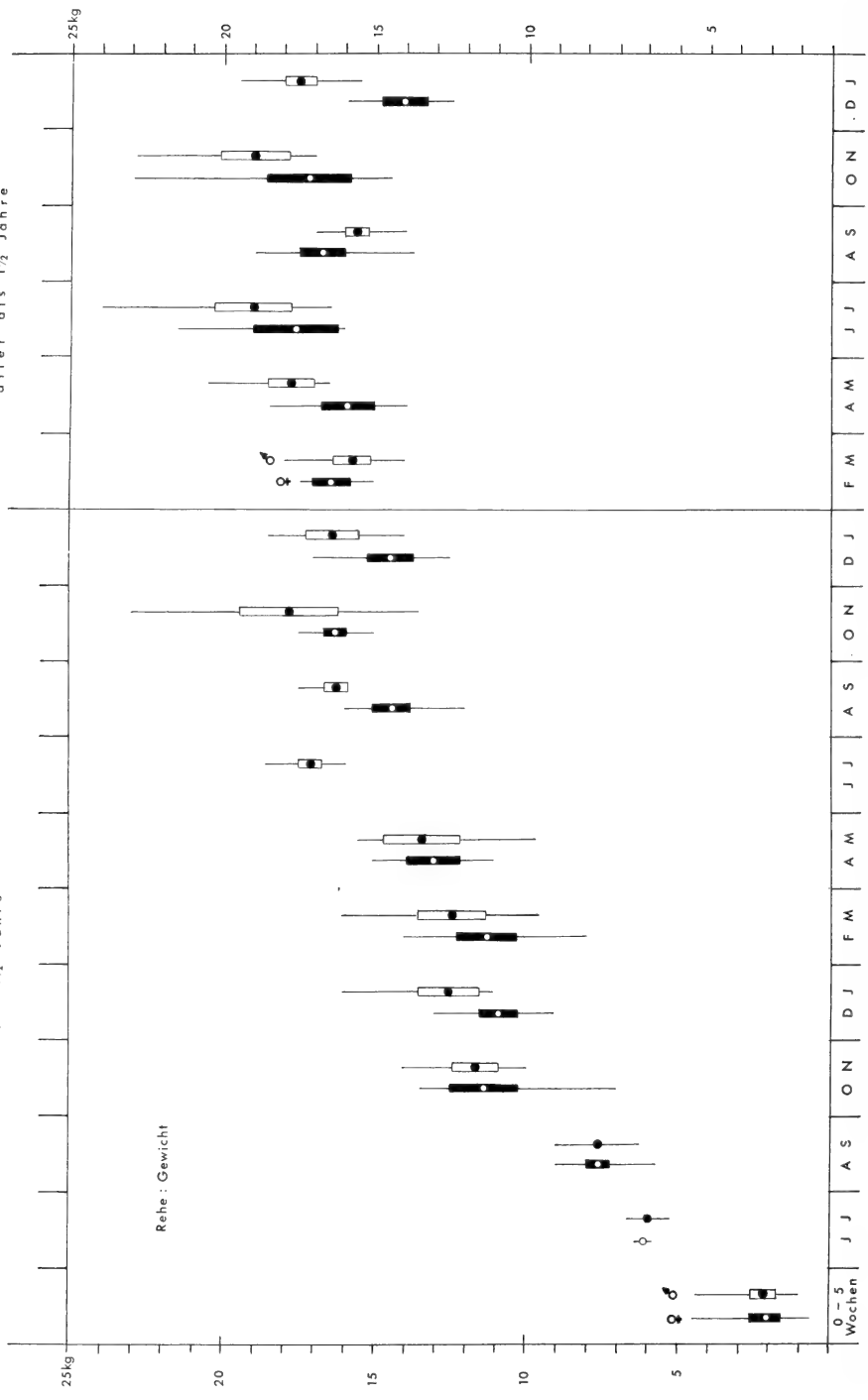


ABB. 2.

Gewichtswachstum und jahreszeitliche Gewichtsschwankungen bei gesunden Rehen. Bis zum Alter von 1½ Jahren beziehen sich die Mittelwerte auf Altersgruppen von je zwei Monaten.

nicht übersteigt, und dass sie bei den adulten Gemsen höhere Werte erreicht als beim Reh. Bei der Gemse dauert das Schädelwachstum und damit das Grössenwachstum auch viel länger an als beim Reh. Wir finden eine Grössenzunahme bis ius 5. Lebensjahr. Bei den Gemsböcken liegt die Basilarlänge durchschnittlich

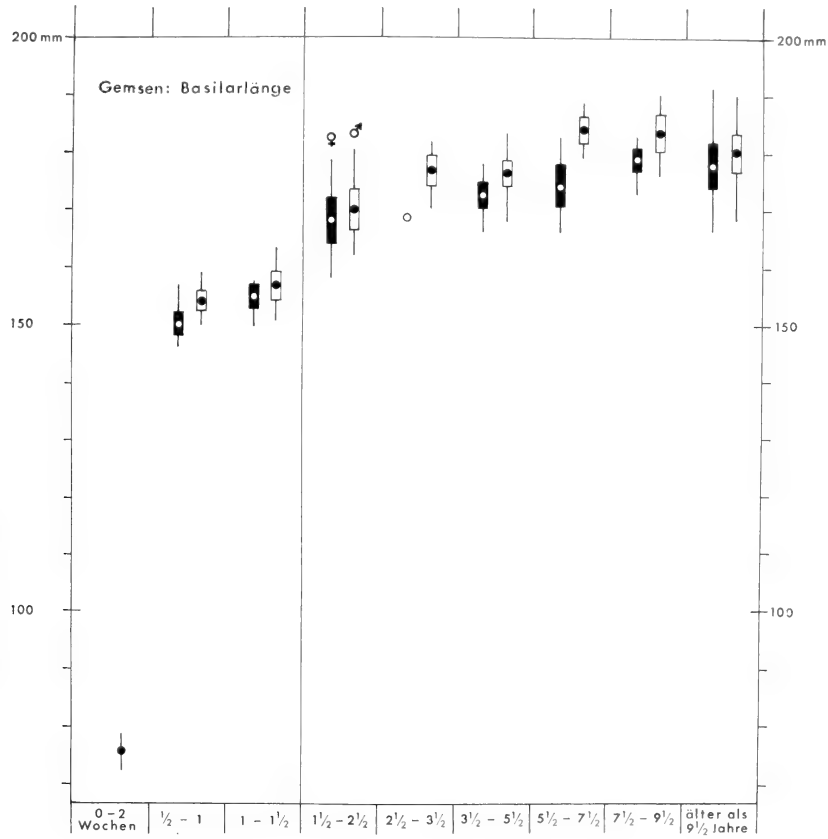


ABB. 3.

Schädelwachstum bei der Gemse.

etwas höher als bei den Geissen. Eine Altersbestimmung mit Hilfe dieses Masses ist auch bei Berücksichtigung des Geschlechtes wegen der grossen Streuung nicht möglich.

b) *Gewicht* (Abb. 4)

Über das Geburtsgewicht der Gemse können wir keine Angaben machen. Das jüngste Kitz in unserem Material, das etwa 4—6 Wochen alt sein dürfte, wiegt ca. 3,7 kg, ist also etwa gleich schwer, wie Rehkitze desselben Alters. Zu

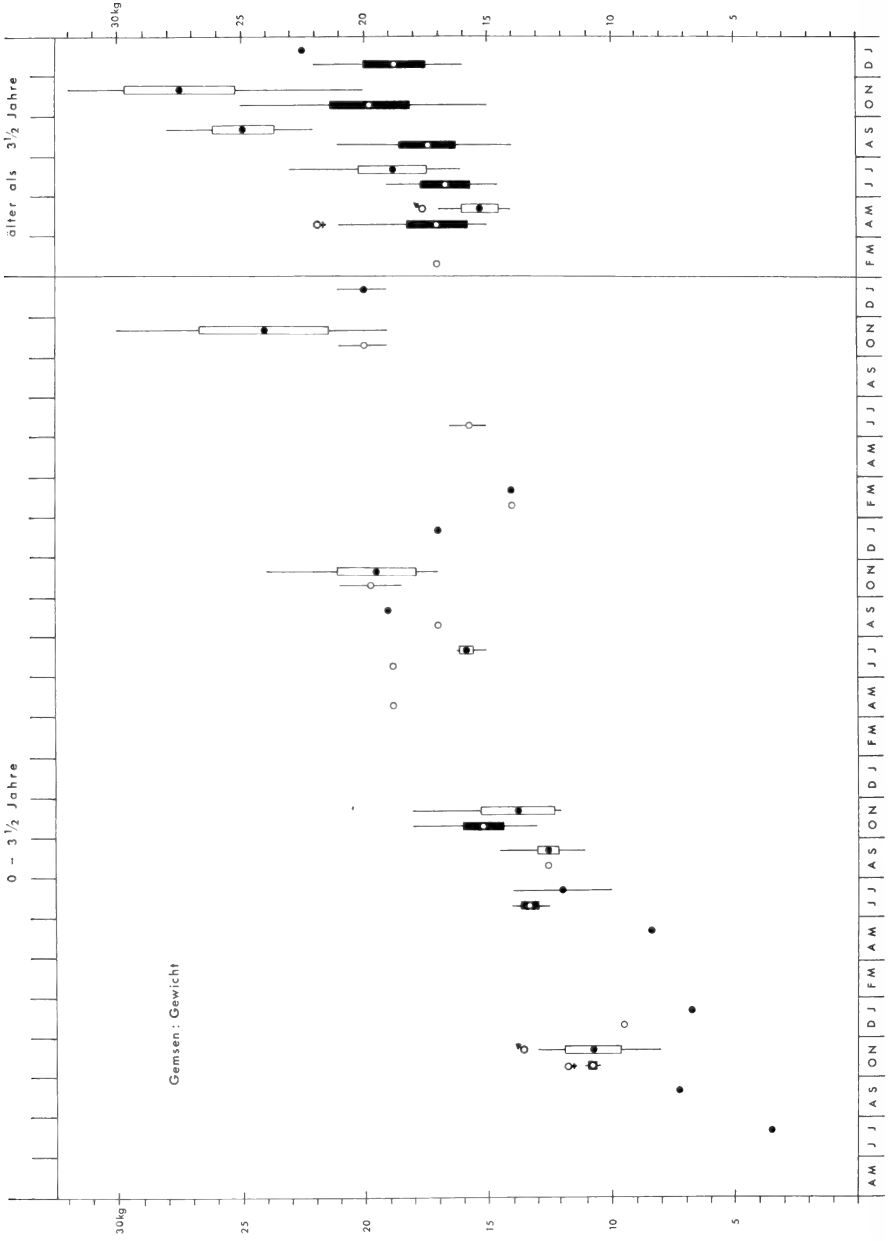


ABB. 4.

Gewichtswachstum und jahreszeitliche Gewichtsschwankungen bei der Gemse dargestellt in Altersgruppen von je zwei Monaten.

Beginn des ersten Winters (Oktober/November) erreichen die Kitze ein Durchschnittsgewicht von 10,8 kg und sind damit in diesem Zeitpunkt ca. 0,5 kg leichter als die Rehkitze. Mit Rücksicht auf die frühere Setzzeit (Mai) einerseits und die grösseren Fettreserven andererseits lässt sich also sagen, dass die Gemsen etwas langsamer wachsen als die Rehe. Sie erreichen ihre Adultgewichte auch später als diese.

Die Gewichtskurve der adulten Tiere verläuft etwas anders als beim Reh. Die grössten Werte werden wie bei diesem im Oktober erreicht, was natürlich mit den Fettreserven zusammenhängt. Die Gemsböcke sind zu dieser Zeit signifikant schwerer als die Geissen. Unter diesen zeigen galte Tiere, d.h. solche, die im Sommer kein Kitz führten, die höchsten Gewichte. Der Unterschied zwischen ihnen und führenden Geissen kann als Mass für die physiologische Belastung bei der Trächtigkeit und der nachfolgenden Säugezeit genommen werden. Während der Brunft im Monat November erfolgt ein rascher Gewichtsabfall. Die Tiere zeigen erwartungsgemäss am Ende des Winters die geringsten Gewichte. Dabei ist auch der Unterschied zwischen den Geschlechtern nicht mehr so ausgeprägt.

Die Gewichtszunahme im Frühjahr erfolgt etwas langsamer als bei den Rehen, zeigt dann aber im Gegensatz zu diesen keine Depression im August. Bei juvenilen und subadulten Tieren verlaufen die Gewichtskurven ganz ähnlich wie bei den adulten.

5. Diskussion

Es mag zunächst etwas problematisch erscheinen, zwei Schalenwildarten aus zwei verschiedenen Familien, derjenigen der *Cervidae* und derjenigen der *Rupicapridae* miteinander zu vergleichen, zwei Formen ausserdem, von denen die eine als ausgesprochenes Gebirgstier, die andere als „Waldtier" der Niederungen lebt. Da jedoch die beiden Wildarten bei ähnlicher Ernährungsweise ähnliche Körpergewichte aufweisen, scheint uns ein solcher Vergleich doch möglich und sinnvoll. Ohne auf Einzelheiten einzugehen, deren Studium noch nicht abgeschlossen ist, versuchen wir hier lediglich, einige Besonderheiten im Gewichtsverlauf adulter Tiere mit biologischen und ökologischen Gegebenheiten in erster Annäherung zu korrelieren.

Adulte Gemsböcke nehmen vom April bis zum Oktober um 80% des Aprilgewichtes zu, Gemsgeissen um 30%. Bei den Rehen beträgt dieser Unterschied zwischen dem tiefsten und höchsten Gewichtsmittelwert nur etwa 20% bei beiden Geschlechtern. Diese Differenz zwischen den beiden Arten hat ihren Grund hauptsächlich in einer viel stärkeren Ausbildung des subkutanen Fettgewebes bei den Gemsen. Für diesen Unterschied lassen sich zwei Faktoren namhaft machen:

Einmal leben Reh und Gemse unter verschiedenen Klimabedingungen. Beim Reh liegt die obere Verbreitungsgrenze etwa bei 1800 m, wobei die Grössenanpassung im Sinne der Bergmann'schen Regel wahrscheinlich nur bis in eine

Höhe von 1400 m möglich ist (SÄGESSER, 1967). Die Gemse dagegen kommt im Gebirge bis hinauf zur Vegetationsgrenze vor und lebt besonders im Winter unter viel härteren Klimabedingungen als das Reh. Deshalb bedarf sie grösserer Fettreserven als dieses. Auf der anderen Seite fällt die Brunft, die eine starke physiologische Belastung bedeutet, bei der Gemse in den Winter (November/Dezember). Sie beansprucht die treibenden und kämpfenden Böcke besonders stark, und es ist naheliegend, ihre beträchtlichen Fettreserven in diesen Zusammenhang zu stellen. Wie erwähnt, zeigt auch die Gewichtskurve des Rehs zur Brunftzeit (Juli/August) eine Depression, was wiederum auf den erhöhten Energieumsatz hinweist, der auch in der guten Jahreszeit nur teilweise aus dem reichlichen Nahrungsangebot gedeckt wird.

LITERATUR

BUBENIK, A. 1959. *Ein Beitrag zum Problem der Rehwildhege.* St. Hubertus 2, p. 21-24.

HUBER, W. 1952. *Die Beziehungen zwischen Kopflänge und Schnauzenlänge bei verschiedenen Hunderassen.* Arch. Jul. Klaus-Stiftg., Bd, XXVII, H. 1/4, p. 211—216.

MCEWAN, E. H. and A. J. WOOD. 1966. *Growth and Development of the Barren Ground Caribou, I. Heart Girth, Hind Foot Length, and Body Weight Relationships.* Canadian J. of Zool., Vol. 4, p. 401—411.

— 1968. *Growth and Development of the Barren Ground Caribou, II. Postnatal Growth Rates.* Canadian J. of Zool., Vol. 46, Nr. 5, p. 1023—1029.

SÄGESSER, H. 1967. *Ueber die Schädelproportionen einer Gemspopulation aus dem Augstmatthorngebiet.* Jahrb. Nat. hist. Museum Bern 1963-1965, p. 204—221.

— 1967. *Ueber die Beeinflussung des Gewichts beim Reh durch einige oekologische Faktoren.* Rapp. VII[e] Congr. UIGB (Beograd), p. 113-118.

WOOD, A. J., I. MCT. COWAN and H. C. NORDAN. 1962. *Periodicity of Growth in Ungulates as Shown by Deer of the Genus Odocoileus.* Canad. J. Zool. 40, p. 593—603.

N° 30. **U. Rahm.** — Zur Fortpflanzungsbiologie von *Tachyoryctes ruandae (Rodentia, Rhizomyidae)* [1] (Mit 5 Abbildungen)

Der ruandesische Schnellwühler (*Tachyoryctes ruandae* Lönnberg und Gyldenstolpe 1925) gehört sur Familie der Wurzelratten *(Rhizomyidae)*. Die Gattung *Tachyoryctes* wurde vom Abessinienforscher Rüppell 1835 aufgestellt und sie ist nur in Afrika vertreten. Man unterscheidet 20 Arten und Unterarten (ALLEN), die Systematik ist aber revisionsbedürftig. *Tachyoryctes* bewohnt einerseits die Hochländer Abessiniens, andererseits die Hochplateaus und Berge Zentral- und Ostafrikas. Die Tiere leben unterirdisch in einfachen Tunnelsystemen und sind mehr oder weniger an diese Lebensweise angepasst (Körper walzenförmig, Schwanz kurz, Augen sehr klein aber funktionstüchtig, kräftige Schneidezähne, Extremitäten kurz, Hände und Füsse aber nicht umgebildet). Die Biologie von *Tachyoryctes* ist noch praktisch unerforscht, obwohl diese Tiere stellenweise und in geeignetem Boden massenhaft auftreten. Dies ist zum Beispiel in der Umgebung unseres Institutes der Fall, was unsere Beobachtungen sehr erleichterte (IRSAC-Lwiro, 2° 12′ S, 28° 48′ 0). Eine Studie über die Morphologie und allgemeine Biologie von *Tachyoryctes* wird an anderer Stelle veröffentlicht werden.

Für das Studium der Fortpflanzung wandten wir zwei Methoden an: 1. Die Haltung von Tieren in Gefangenschaft, 2. Das Einsammeln von Exemplaren während eines ganzen Jahres. Die Tragzeit war bis jetzt noch unbekannt. Um diese zu ermitteln wurden Weibchen während zweier Monate oder länger isoliert

Nr.	Fangdatum	mit Männchen	Geburtsdatum	Junge	Tragzeit (Tage)
E	11. Jan.	5.—9. April	28. Mai	1	49—53
D	22. Jan.	4.—8. Juni	22. Juli	2	44—48
K	13. Jan.	4.—8. Juni	23. Juli	1	45—49
S	17. April	8.—12. Juni	26. Juli	1	44—48
F	23. Febr.	4.—8. Juni	26. Juli	2	48—52
E	11. Jan.	11.—15. Sept.	30. Okt.	2	45—49
L	17. April	26.—30. Okt.	14. Dez.	2	45—49
M	16. Sept.	21.—25. Okt.	9. Dez.	2	45—49
R	8. Dez.	11.—15. Nov.	2. Jan. (69)	2	48—52
Ea	28. Mai	29. Nov.—4. Dez.	15. Jan. (69)	2	42—47
T	12. April	18.—22. Dez.	5. Feb. (69)	2	45—49

[1] Die Arbeit wurde im Rahmen eines Forschungsprogrammes durchgeführt, das vom U.S. Army Medical Research and Development Command unterstützt wird (Grant No. DA-ARO-49-092-66-G117).

gehalten, dann für fünf Tage mit einem Männchen zusammengebracht und wieder getrennt. Bis jetzt hatten wir auf diese Weise 11 Geburten von Weibchen, die in Gefangenschaft begattet worden waren. In der nachfolgenden Tabelle sind die Resultate zusammengefasst, wobei in der ersten Kolonne das Fangdatum des Weibchens angegeben ist, in der zweiten die Zeitspanne während welcher das Weibchen mit dem Männchen zusammen war und an dritter Stelle steht das

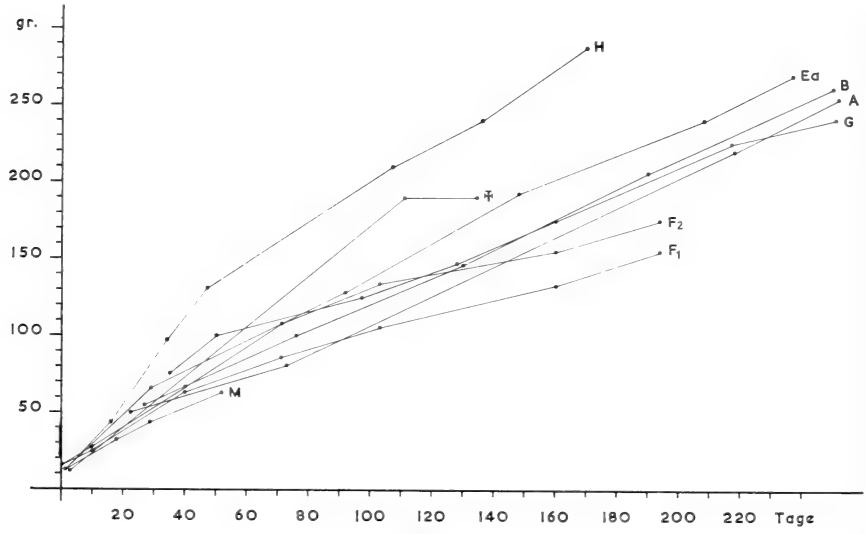


ABB. 1.

Wachstumskurven von 9 Exemplaren.

Geburtsdatum und die Anzahl der Jungen. Die letzte Kolonne enthält die mögliche Dauer der Tragzeit.

Die Zahlen für die Tragzeit stimmen recht gut überein, da Schwankungen immer vorkommen, beläuft sich die Tragzeit im Mittel auf 46—49 Tage. Das Weibchen „E" hatte zwei Schwangerschaften im gleichen Jahr, was durchaus möglich ist. „Ea" ist die Tochter von „E", die demnach nach sechs Monaten geschlechtsreif war. Die relativ lange Tragzeit rechtfertigt es nicht, *Tachyoryctes* bei den *Muridae* einzureihen, wie dies ELLERMAN (1941) tat.

Um die Entwicklung und das Wachstum der Jungtiere zu verfolgen, verwendeten wir ausserdem auch Junge, die vor dem Fang der Mutter gezeugt worden waren, aber in Gefangenschaft zur Welt kamen. Die Aufzucht der Jungen bereitete etliche Schwierigkeiten, da einige Mütter ihre Kinder töteten und sogar auffrassen. Am besten bewährte sich eine Kiste mit einer Trennwand im Innern, die mit einem Durchlass versehen ist. Ein Abteil enthält Heu in welchen das Weibchen das Nest anlegt, das andere Abteil ist mit lockerer Erde fast bis oben angefüllt.

Hier wird dem Tier die Nahrung dargeboten (gelbe Rüben, Süsskartoffeln, Maniok, Pennisetum-Stengel, Wurzeln von diversen lokalen Krautpflanzen). Die meisten Jungen wurden während der ersten Wachstumsphase alle Wochen gewogen und gemessen, später in der Regel alle Monate. In Abb.1 sind einige Wachstumskurven aufgezeichnet. Die Wachstumskurve steigt in den ersten 30—40 Tagen stärker an und der individuelle Unterschied zwischen den einzelnen Jungtieren ist gering. Die Tiere verdoppeln ihr Geburtsgewicht schon nach 10—15 Tagen. Nach rund 20 Tagen öffnen die Jungen die Augen. Mit etwa einem Monat beginnen sie zu fressen, mit Vorliebe gelbe Rüben, werden aber weiterhin von der Mutter gesäugt. Zu dieser Zeit, d.h. nach 30—40 Tagen, beginnen die Wachstumskurven zum Teil grosse individuelle Unterschiede aufzuweisen. Nach zwei bis drei Monaten trennten wir die nun selbständigen Jungtiere von der Mutter. Die Entwicklung der Jungen vollzieht sich sehr rasch, Abb. 2 zeigt dasselbe Tier einen Tag nach der Geburt, nach einer, zwei und drei Wochen. In der nachfolgenden Tabelle sind die Masse einiger Jungen angegeben (ein Tag nach der Geburt):

Mutter	Junge	Scheitel — After (mm)	Gewicht (gr.)
L	2	?	15; 15
M	2	55; 56	13; 13
D	2	?	13,5; 10,5
F	2	56; 56	16; 16
E	2	58; 58	16; 15
S	1	54	15
R	2	55; 55	12; 15
H	2	52; 52	13,5; 14,5

Aus der spärlichen Literatur, welche wir über die Fortpflanzungsperiodik von Kleinsäugern in den Tropen besitzen, geht hervor, dass der Wechsel von Trocken- und Regenzeiten einen Einfluss haben kann. Um diese Frage für Tachyoryctes abzuklären, liessen wir während eines Jahres jeden Tag Exemplare sammeln. Die Tiere wurden uns gegen Entlöhnung von den Negerkindern gefangen. Jedes Exemplare (♂ und ♀) wurde ausgemessen und gewogen, Fell und Schädel präpariert und bei den Weibchen der Uterus fixiert. Wir bekamen auf diese Weise im Jahre 1968 insgesammt 9287 Exemplare. Davon waren: 2729 adulte ♂, 1264 juvenile ♂, 3908 adulte ♀ und 1386 juvenile ♀. Das Verhältnis von ♂ zu ♀ war: 43,5% ♂, 56,5% ♀. In Abb. 3 ist das Verhältnis der Körperlänge zum Gewicht von 310 ♀ aufgetragen. Während der Jugendphase, d.h. bis zum Alter von zwei bis drei Monaten, ist das Fell schwärzlich (bei ♂ und ♀), dann tritt eine Übergangsphase ein, während welcher sich die Flanken bräunlich verfärben, der Rücken aber noch schwarz ist. Diese Phase dauert bis etwa zum fünften Monat, dann verfärbt sich auch der Rücken und die adulten Tiere sind dann einheitlich bräunlich getönt mit grauen Bauch. Ein leichter Geschlechtsdimorphismus ist zu

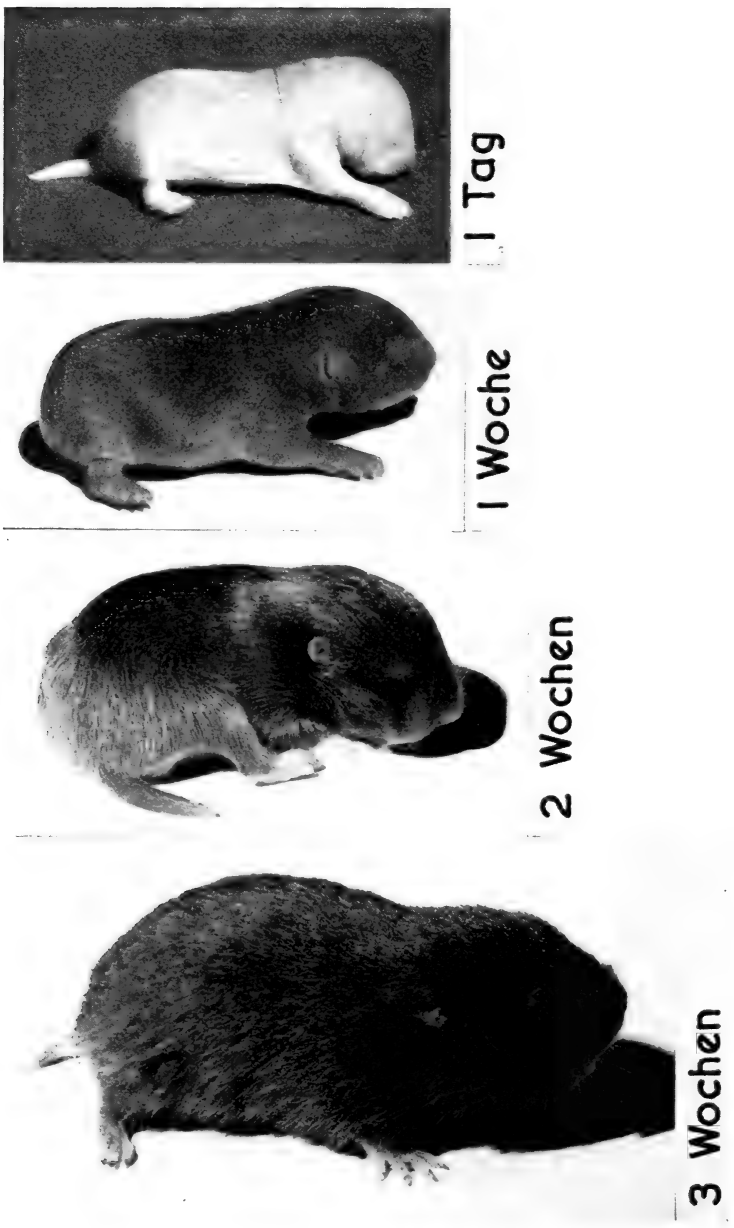


ABB. 2.

Einige Entwicklungsstadien eines Jungtieres.

beobachten, indem die Weibchen etwas dunkler gefärbt sind als die Männchen. Die Männchen werden im Mittel etwas grösser und schwerer als die Weibchen. Beim Wechsel vom juvenilen zum adulten Haarkleid (nach 5—6 Monaten) tritt auch die Geschlechtsreife ein. Dies diente uns als Kriterium bei den gesammelten Exemplaren, um die juvenilen von den adulten Tieren zu sondern (adult = Körperlänge über 180 mm, Gewicht über 150 gr). Wir erhielten, wie erwähnt, 3908 adulte

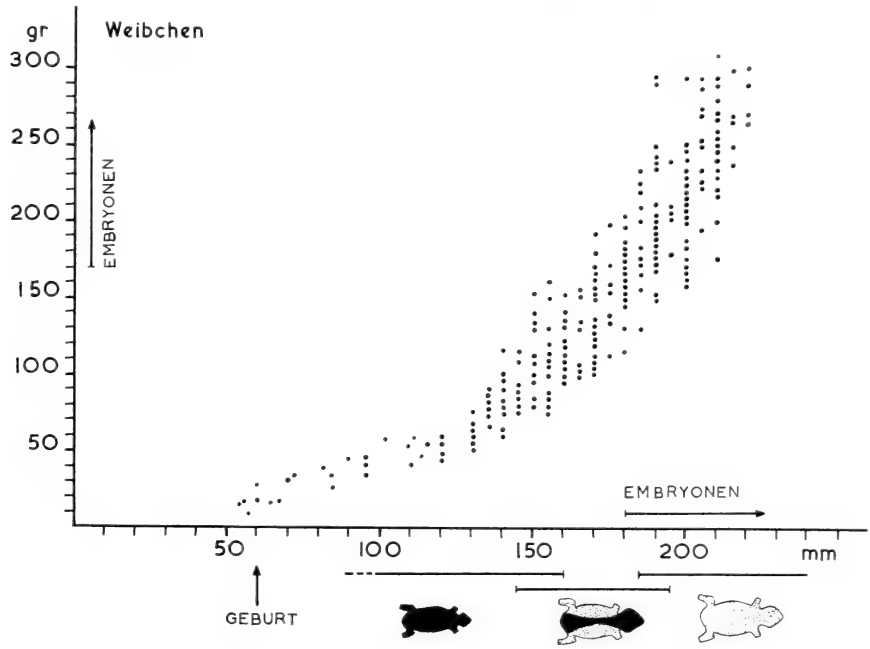


ABB. 3

Verhältnis der Körperlänge zum Gewicht bei 310 Weibchen. Mit 180 mm Körperlänge und bei 170 gr Körpergewicht sind die Weibchen geschlechtsreif, d.h. die ersten Embryonen wurden gefunden.

Weibchen, die für die embryologischen Untersuchungen verwendet werden konnten (zur Kontrolle wurden auch die Uteri der als juvenil betrechteten Weibchen untersucht). Da wir nicht jeden Monat gleichviel Weibchen erhielten, sind die Angaben in Abb. 6 im Prozenten angeführt. Als „Embryo" wurden alle Föten von über 3 mm Länge bezeichnet, die kleineren wurden zu den befruchteten Eiern gerechnet. Wir notierten auch die befruchteten Eier und die resorbierten Embryonen. In Abb. 4 sind die meteorologischen Daten der Gegend für das Jahr 1968 zusammengefasst. Die Temperaturschwankungen sind sehr gering, doch ist ein Temperaturfall in den Monaten Juni und Juli zu verzeichnen. Die kurze Trockenzeit dauert von Ende Juni bis Anfang September. In Abb. 5 ist der Prozentsatz

der trächtigen Weibchen pro Monat angegeben, sowie der Prosentsatz der Weibchen mit befruchteten Eiern. Der Prozentsatz der embryonentragenden Weibchen nimmt deutlich zu bis in den Juni und regelmässig ab bis November. Die hohe Zahl der trächtigen Weibchen im Mai und Juni trotz des Rückganges der Regen-

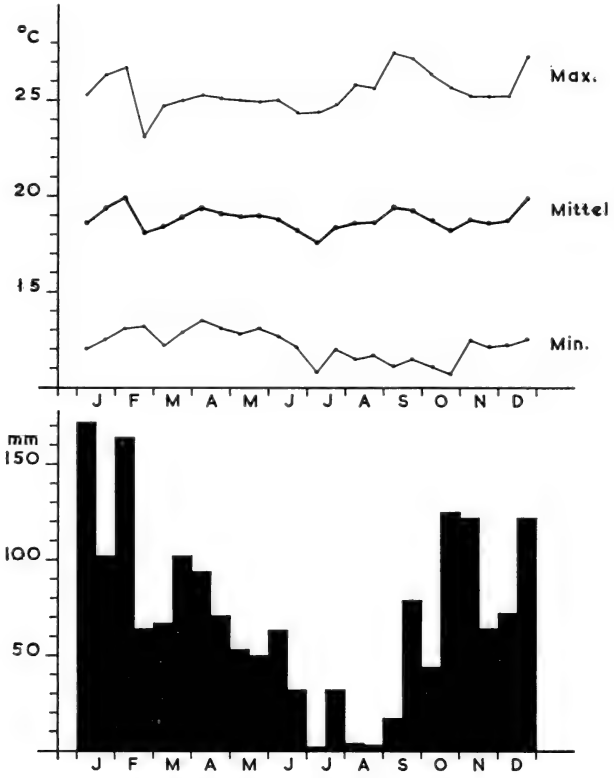


Abb. 4.

Temperaturschwankungen im Fanggebiet im Jahre 1968 (Maxima, Mittel nnd Minima) und Niederschlagsmenge in mm.

fälle ist einerseits darauf zurückzuführen, dass die Tragzeit über einhalb Monate beträgt, die Weibchen also im Mai—April befruchtet wurden. Andererseits hält die Bodenfeuchtigkeit zu Beginn der Trockenzeit noch an. Der Prozentsatz der trächtigen Weibchen nimmt erst im Dezember wieder zu, da der Boden nach der Trockenzeit einiger Wochen bedarf, um wieder eine relativ hohe Feuchtigkeit aufzuweisen. Diese Korrelation ist bei den Weibchen mit befruchteten Eiern ebenfalls vorhanden. Die geringeren Regenfälle Ende Februar und Anfang März scheinen ebenfalls einen Einfluss ausgeübt zu haben: der Prozentsatz der Weibchen mit befruchteten Eiern ist im März etwas geringer als im Februar und

der Prozentsatz der embryonentragenden Weibchen ist weniger hoch im April als im Februar/März. Sehr wahrscheinlich beeinflusst die Bodenfeuchtigkeit nicht nur die Aktivität der Weibchen, sondern auch diejenige der Männchen, oder sogar nur diese. Untersuchungen über die sexuelle Aktivität der Männchen sind

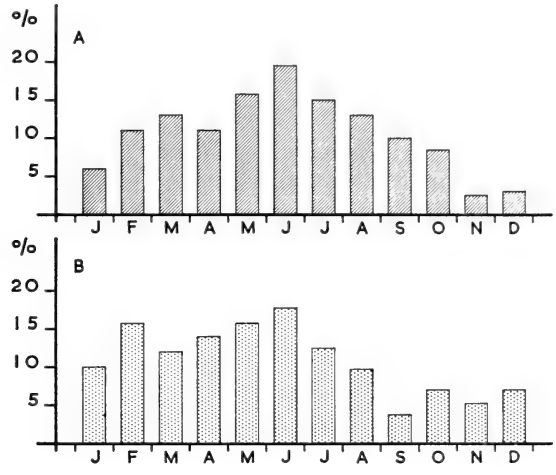


Abb. 5.

Graphische Darstellung „A": Prozent der trächtigen Weibchen pro Monat.
Graphische Darstellung „B": Prozent der Weibchen mit befruchteten Eiern.

im Gange. Auch der Temperaturfall im Juni/Juli und im Februar hat wahrscheinlich einen Einfluss. Messungen in den Tunnelsystemen haben gezeigt, dass auch dort eine Temperaturabnahme zu verzeichnen ist. Aus unseren Freilandbeobachtungen geht hervor, dass Tachyoryctes während der Trockenzeit seine Tunnels tiefer im Boden anlegt und seine Grabtätigkeit reduziert. Dies wissen auch die Eingeborenen und wir mussten während dieser Zeit die Fangprämien erhöhen, um dennoch Tiere zu bekommen.

Anhand der vorgefundenen Embryonen ergibt sich folgende Jungenzahl pro Wurf:

209	Weibchen	mit	1	Embryo	= 58,8%
135	»	»	2	Embryonen	= 37,9%
8	»	»	3	»	= 2,2%
4	»	»	4	»	= 1,1%

Die *Tachyoryctes* — Weibchen besitzen zwei Paar Achsel-Zitzen und zwei Paar Inguinal-Zitzen.

Résumé

Une étude de la reproduction et du développement de *Tachyoryctes ruandae* a été faite dans la région du lac Kivu (Congo). La durée de la gestation est de 46 à 49 jours. La fig. 1 montre le développement de 9 spécimens nés en captivité. La fig. 2 montre un même spécimen le premier jour et une, deux et trois semaines après la naissance. Les yeux sont ouverts après trois semaines. La plupart des femelles ont deux ou trois embryons. La fig. 4 fournit les données météorologiques de la région étudiée. Dans la fig. 5, le graphique A indique le pourcentage des femelles gravides, mois après mois, et le graphique B le pourcentage de famelles avec des ovules fécondés. 3908 femelles ont été examinées en tout. Il y a une corrélation entre les précipitations et la reproduction.

Summary

A study on the reproduction and the development of Tachyoryctes ruandae was realized in the lake Kivu region (Rep. of Congo). The gestation period was found to be 46-49 days. Fig. 1 demonstrates the development of nine specimens born in captivity. Fig. 2 shows the same specimen one day, one, two and three weeks after birth. The eyes are opened after thre weeks. Most of the females have one or two embryoes. In fig. 4 are the meteorological data of the study area. Graphic A in fig. 5 gives the percentage of pregnant females per month and graphic B the percentage of females with fecundated eggs. A total of 3908 adult females were examined. There is a correlation between rainfall and reproduction.

LITERATUR

Allen, G. M.1954. *A Checklist of African Mammals*. Bull. Mus. Comp. Zool., Harvard College, vol. LXXXII, pp. 1—763.

Ellerman, J. R. 1941. *The families and Genera of Living Rodents*. British Museum.

Lonnberg E. und N. Gyldenstolpe. *Zoological Results of the Swedish Expedition to Zentral Africa 1921. Vertebrata 2*, Arkiv for Zoologi, Bd. 17 B no 5, pp. 1—6.

Rahm, U. 1969. *Gestation period and litter size of Tachyoryctes ruandae*. J. of Mammalogy (im Druck).

N° 31. **HR. Haefelfinger.** — Contribution à la systématique des Glossodoridiens méditerranéens *(Gastropoda, Opisthobranchia)* [1] (Avec 1 figure dans le texte)

1. Introduction

Il y a dix ans qu'une note sur le développement du dessin de quelques Glossodoridiens a été publiée (Haefelfinger 1959). Depuis ce moment un grand nombre de *Glossodoris gracilis*, *Glossodoris krohni*, *Glossodoris luteorosea* et *Glossodoris tricolor* a été examiné et nos résultats on été confirmés à tout points de vue.

Dans une autre publication (Haefelfinger 1960) concernant la Faune des Opisthobranches de La Rade de Villefranche-sur-Mer deux Glossodoridiens non déterminables étaient figurés dans nos tableaux. Entre temps il a été possible d'identifier ces Glossodoris I et II. Il s'agit d'un exemplaire juvénile de *Glossodoris valenciennesi* et plusieurs exemplaires d'âge différent de *Glossodoris messinensis*. La grande quantité de Glossodoridiens récoltés depuis 1957 à plusieurs stations (Banyuls-sur-Mer, Villefranche-sur-Mer, Naples et d'autres) permet de discuter les problèmes de la systématique des Glossodoridiens en Méditerranée et compléter la liste de cette Famille.

2. Liste et synonymie

Pour les détails de la diagnose il faut se rapporter aux descriptions originaux et à la Faune de France Vol. 58 (Opisthobranches).

1. *Glossodoris elegantula* (Schultz-Philippi) 1844 *(Doris)*

Synonymes: *Chromodoris elegantula* Vayssière 1913.

Remarques: Selon Pruvot-Fol cette espèce a été retrouvée à Villefranche, mais c'est assez douteux s'il s'agisse vraiment d'un Glossodoridien. Probablement c'est *Diaphorodoris luteocincta papillata* Portmann et Sandmeier 1960, C'est en tout cas la seule espèce de Glossodoridien en Méditerranée qui n'a pas été retrouvée avec certitude et par manque d'une description détaillée et complète de Schultz-Philippi ne peut être identifiée.

[1] Ces travaux concernant les Opisthobranches de la Méditerranée sont financés par le Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique.

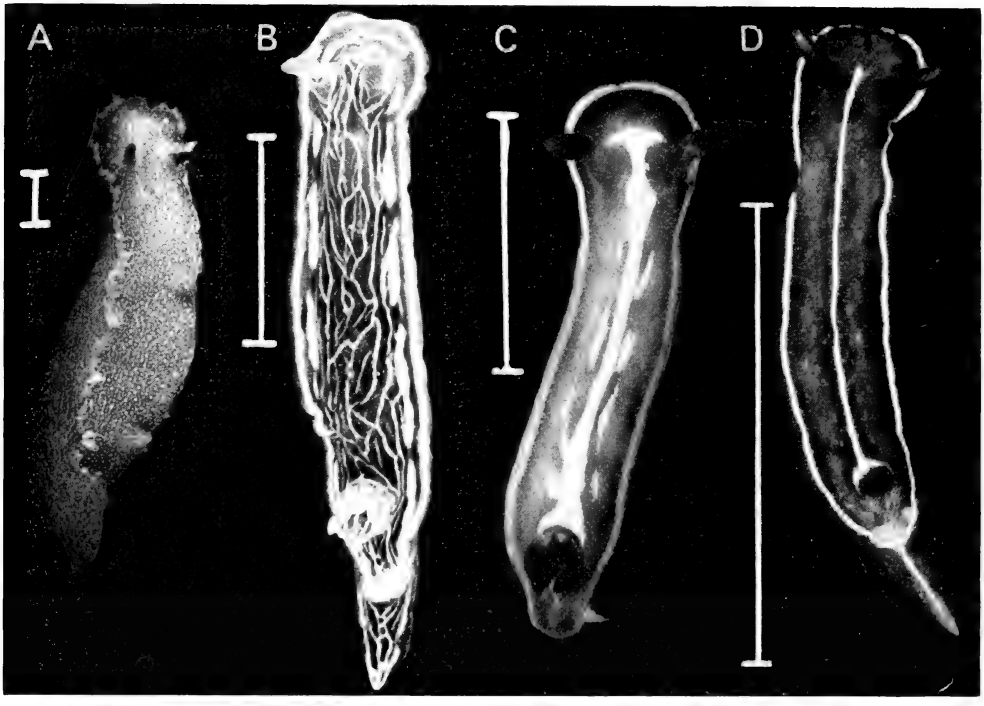


FIG. 1.

A. *Glossodoris valenciennesi :* Jusqu'à 120 mm de longueur. Coloration générale bleuâtre à verdâtre très pâle. Sur le manteau des nombreuses taches, souvent en séries longitudinales, de couleur jaunâtre. Le bord du manteau ondulé offre souvent une ligne jaunâtre continue ou non. Rhinophores et branchies sont d'un bleu accentué.

B. *Glossodoris gracilis :* Jusqu'à 40 mm de longeur. Coloration générale bleu plus ou moins foncé, quelques fois verdâtre. Le manteau est bordé d'une ligne jaune d'or. Sur le dos et les flancs un système de lignes blanc ou jaune, plus ou moins ramifié. A l'intérieur de la bordure jaune une ligne interrompue d'un bleu irisé. Rhinophores et branchies bleu pâle avec une ligne blanche sur le rachis.

C. *Glossodoris messinensis ;* Jusqu'à 40 mm de longueur. Coloration bleu translucide jusqu'à bleu foncé. Le manteau est bordé d'une ligne jaune d'or. Sur le dos une large bande blanche ou jaunâtre qui encercle les branchies et se ramifie sur le front en forme d'un ancre. Sur les flancs une large bande blanche et quelques lignes secondaires. Rhinophores et branchies d'un bleu foncé.

D. *Glossodoris tricolor :* Jusqu'à 15 mm de longueur. Coloration général bleu violacé. Le manteau est bordé d'une mince ligne blanche, partiellement jaunâtre. Sur les flancs une seule et mince ligne blanche. Sur le dos une bande étroite blanche, sans ramification sur le front. Rhinophores et branchies bleu foncé.

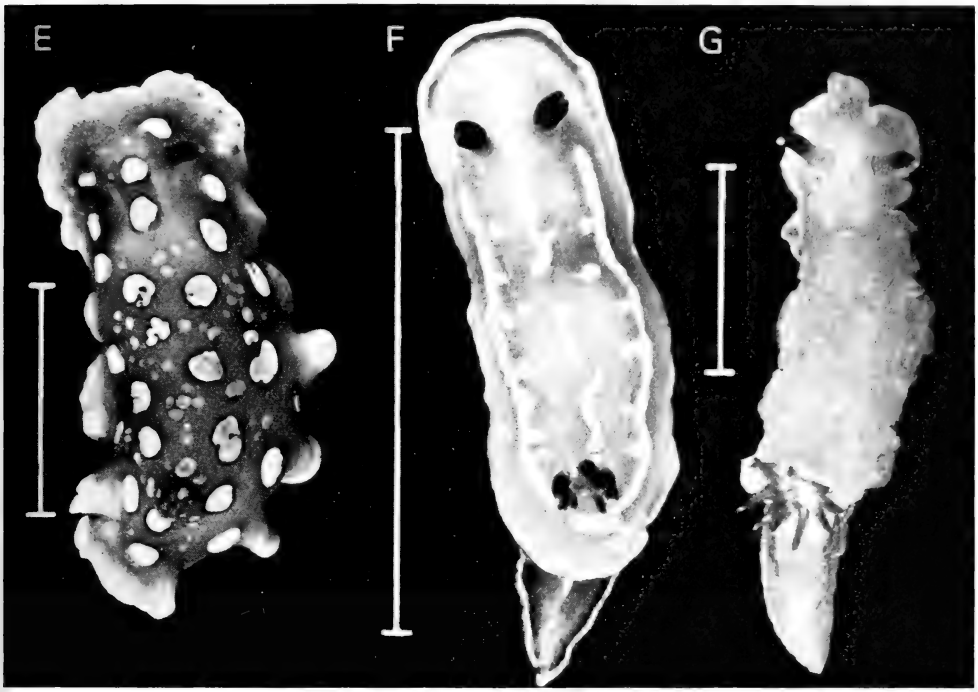


FIG. 1.

E. *Glossodoris luteorosea :* Jusqu'à 40 mm de longueur. Coloration général violet plus ou moins vif. Le bord du manteau, légèrement ondulé est contourné d'une bande jaune d'or. Sur le dos plusieurs taches jaune d'or, cerclés de blanc et de violet vif. D'autres taches sur les flancs. Rhinophore violet vif, branchies violet pâle.

F. *Glossodoris krohni :* Jusqu'à 15 mm de longueur. Coloration générale blanc bleuâtre à rose clair. Le manteau est bordé d'une ligne jaune. Sur le dos trois lignes quelques fois interrompues blanc ou jaune et des petits taches secondaires de la même coloration. Rhinophores et branchies rouge carmin.

G. *Glossodoris purpurea :* Jusqu'à 40 mm de longueur. Coloration générale presqu'incolore à rose pâle ou bleu clair. Le bord du manteau ondulé avec une bande jaune d'or. Rhinophores et branchies rouge carmin, les pointes sont blanches.

Les traits blancs représentent 10 mm.

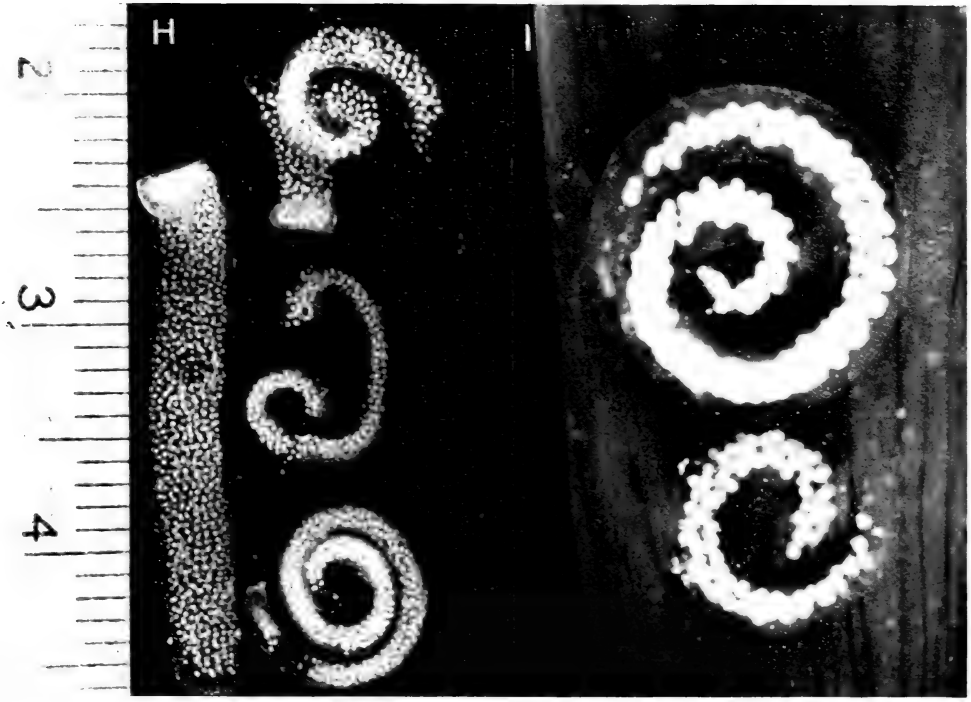


FIG. 1.

H. Pontes de *Glossodoris messinensis*

I. Ponte de *Glossodoris gracilis* (en haut) et *Glossodoris tricolor* (en bas).

H et I en même échelle.

2. *Glossodoris gracilis* (RAPP) 1827 *(Doris)*

Synonymes: *Doris gracilis* DELLE CHIAJE 1841; *Doris orsinii* VÉRANY 1846; *Doris pasinii* VÉRANY 1846; *Doris pulcherrima* CANTRAINE 1835/40; *Doris tenera* COSTA 1840; *Doris villae* VÉRANY 1846; *Doris villafranca* RISSO 1818; *Chromodoris villafranca* VAYSSIÈRE 1913.

Remarques: L'ornementation et la coloration de cette espèce est très variable. Les stades juvéniles peuvent être confondus avec *Glossodoris tricolor* et *messinensis*.

Dépot: Muséum Bâle: Gastropoda No. 7192.

3. *Glossodoris krohni* (VÉRANY) 1846 *(Doris)*

Synonymes: *Doris pallens* RAPP 1827 (exemplaire adulte); *Chromodoris lineata* VON IHERING in schedule (exemplaire juvénile); *Doris lutescens* DELLE CHIAJE 1841.

Remarques: L'examen d'une grande quantité de *Glossodoris krohni* a relevé l'ontogenèse de l'ornementation et la relation entre les diagnoses des auteurs cités. Avec grande certitude *Doris lutescens* est aussi un synonyme de cette espèce.

Dépôt: Muséum Bâle: Gastropoda 7193.

4. *Glossodoris luteorosea* (RAPP) 1827 *(Doris)*

Synonymes: *Chromodoris iheringi* BERGH 1879; *Chromodoris luteorosea* VAYSSIÈRE 1901/03/19; *Doris parthenopeia* DELLA CHIAJE 1841.

Remarques: L'ornementation de cette espèce est très typique et ne peut être confondue avec une autre.

Dépôt: Muséum Bâle: Gastropoda N° 7194.

5. *Glossodoris messinensis* (VON IHERING) 1880 *(Chromodoris)*

Synonymes: *Chromodoris elegans* VAYSSIÈRE 1909; *Glossodoris fauntandraui* PRUVOT-FOL 1951.

Remarques: Malgré l'excellente diagnose de VON IHERING, cette espèce a été à tort considérée comme synonyme de *gracilis*. En 1951 PRUVOT-FOL a décrit l'espèce de *fauntandraui* dont elle a trouvé quatre exemplaires. En examinant la diagnose de PRUVOT et les caractères d'une centaine d'exemplaires de *Glossodoris messinensis* il n'y a aucun doute que les deux formes sont synonymes, étant donné que l'ornementation et surtout la coloration générale ont une grande variabilitée. La figure de VAYSSIERE (1909) représente en tout cas une *Glossodoris messinensis*, jamais une *Chromodoris elegans* soit notre *Glossodoris valenciennesi*.

Dépôt: Muséum Bâle: Gastropodes N° 11 012.

6. *Glossodoris purpurea* (LAURILLARD) 1831 *(Doris)*

Synonymes: *Doris albescens* SCHULTZ-PHILIPPI 1836/44; *Doris pirainii* VÉRANY 1846; *Doris venulosa* LEUCKART 1828.

Remarques: Cette espèce est le seul Glossodoridien qui ne possède aucune ornementation. Elle ne peut être confondue.

Dépôt: Muséum Bâle: Gastropoda N° 7196.

7. *Glossodoris tricolor* (CANTRAINE) 1836/41 *(Doris)*

Synonymes: *Goniodoris coelestis* DESHAYES 1866 (figure seul, sans texte); *Glossodoris coelestis* PRUVOT-FOL 1951/54; *Glossodoris coelestis* WIRZ-MANGOLD et WYSS 1958.

Remarques: La diagnose de *tricolor* ne laisse aucun doute que le dessin (sans texte) de DESHAYES représente cette espèce. Les observations sur le vivant démontrent que les tubercules dorsales, caractère principale de *coelestis*, ne se manifestent pas obligatoirement.

Dépôt: Muséum Bâle: Gastropoda N° 7195.

8. *Glossodoris valenciennesi* (CANTRAINE) 1835 *(Doris)*.

Synonymes: *Doris elegans* CANTRAINE 1835; *Chromodoris cantrainii* BERGH 1892/99; *Doris calcara* VÉRANY 1846; *Doris nardii* VÉRANY 1846; *Doris picta* SCHULTZ-PHILIPPI 1836/44; *Doris scacchiana* DELLE CHIAJE 1830/41; *Doris schultzii* DELLE CHIAJE 1841.

Remarques: La plus grande espèce des Glossodoridiens méditerranéens offre la plus grande variation de la coloration et de l'ornementation. Donc ce n'est pas étonnant que tant de diagnoses existent dans la littérature.

Dépôt: Muséum Bâle: Gastropoda N° 7197.

3. DISCUSSION

Malgré les récoltes abondantes dans tous les biotopes et plusieurs localités le nombre d'espèces de Glossodoridiens en Méditerranée n'a pas augmenté. En revanche la grande quantité d'exemplaires de toutes les espèces a permis d'étudier la variabilité de la coloration, de l'ornementation, de la distribution et d'autres faits et surtout d'identifier à peu près tous les diagnoses des auteurs anciens et tous les spécimens capturés pendant les années passées.

Faute de bon dessins et de descriptions détaillées (anatomie, radula, mâchoires) c'est souvent assez pénible d'établir la synonymie des Glossodoridiens. En tout cas c'est indispensable de se rapporter aux diagnoses et figures originaux.

Les espèces *Glossodoris luteorosea*, *purpurea* et *valenciennesi* ne demandent pas de discussion, tandis que pour *gracilis*, *messinensis* et *tricolor* il faut ajouter quelques remarques qui mettent en évidence la classification des trois espèces.

a) Les adultes de ces trois dernières espèces se distinguent nettement en coloration et ornementation. Les radulas ont des différences assez signifiquantes.

b) La taille des *Glossodoris gracilis* et *messinensis* adultes dépasse considérablement celle de *tricolor*.

c) *Glossodoris gracilis* et *messinensis* n'ont jamais de tubercules à la surface du manteau.

d) La ponte de *Glossodoris gracilis* et *tricolor* consiste en un petit nombre d'œufs assez grands avec un vitellus généralement jaunâtre ou orangeâtre. La ponte de *Glossodoris messinensis* est composée d'un grand nombre d'œufs de petit diamètre et de couleur blanchâtre.

e) La métamorphose des véligers de *Glossodoris gracilis* et *tricolor* se passe dans la coque, sans véligers libres. Les véligers de Glossodoris messinensis ont un stade pélagique.

En examinant les Glossodoridiens de la Méditerranée on est d'abord tenté de créer des espèces ou même des sous-espèces nouvelles. Mais en comparant le

développement de l'ornementation et l'influence de plusieurs facteurs physiologiques sur la coloration, on peut concevoir les relations entre les diverses individus et les grouper dans les huit espèces mentionnées en haut.

Parce que les types des espèces mentionnées plus haut sont disparues ou bien n'ont jamais été déposées dans un muséum, il sera indispensable de créer des Néotypes comme c'est proposé dans le « International Code of Zoological Nomenclature. London 1961 ».

Je remercie vivement la collaboration (notes, photos, dessins, spécimens et discussions) de M. le professeur A. Portmann (Bâle), M[lle] D[r] L. Schmekel (Naples) et M. G. Niçaise (Lyon).

BIBLIOGRAPHIE

BERGH, R. 1877. *Kritische Untersuchungen der Ehrenbergschen Doriden. Jahrb. der deutschen Malakozool. Ges.* 4: 45—76.

— 1879. *Neue Chromodoriden.* Malakozool. Bl. NF. 1: 87—116.

— 1892. *Die cryptobranchiaten Dorididen.* Zool. Jahrb. 6: 103—144.

— 1899. *Nudibranches et Marsenia provenant des Campagnes de la Princesse-Alice.* Rés. Camp. Sc. Monaco 14.

CANTRAINE, F. 1835. *Diagnose de quelques éspèces nouvelles de Mollusques.* Bull. Acad Sc. Bruxelles II: 383—386.

— 1841. *Malacologie méditerranéenne et littorale I.* Nouv. Mém. Acad. R. Sc. Bruxelles 13: 46—94.

CHIAJE, ST. DELLE. 1823. *Mémorie su la storia e notomia degli animali senza vertebri I (Tav.) et II (Texta).* Napoli.

— 1841. *Descrizione e notomia degli animali invertebrati della Sicilia citeriore.* Napoli.

COSTA, A. 1840. *Statistica, fisica e economica dell'isola di Capri II.* Napoli.

DESHAYES, A. 1866. Figure sans texte dans FREDOL: *Le Monde de la Mer.* Pl. XVII. Fig. 4.

HAEFELFINGER, H.-R. 1959. *Remarques sur le développement du dessin de quelques Glossodoridiens.* Rev. Suisse. Zool. 66: 309---315.

— 1960. *Catalogue des Opisthobranches de la Rade de Villefranche-sur-Mer et ses environs* (A. M.) Rev. Suisse Zool. 67: 323—351.

— sous presse. *Zur Systématik der Glossodoridier des Mittelmeers (vorläufige Mitteilung).* Proc. 3. Europ. Malac. Cong. Vienna. Malacologia:

IHERING, N. VON. 1880. *Beitrage zur Kenntnis der Nudibranchier des Mittelmeervs I.* Malakozool. Bl. NF. 2: 57—112.

LEUCKHARDT, F.S. 1828. *Breves animalium quorundam maxima ex parte marinorum descriptiones.* Heidelberg.

PHILIPPI, R. A. 1836. In SCHULTZ-PHILIPPI: *Enumeratio molluscorum Siciliae I.* Berlin.

— 1844. In SCHULTZ-PHILIPPI: *Enumeratio molluscorum Siciliae II.* Berlin.

PORTMANN, A. und E. SANDMEIER. 1960. *Zur Kenntnis von Diaphorodoris (Moll. Opisth.) und ihrer mediterranen Formen.* Verh. Nat. Ges. Basel 71: 174—180.

PRUVOT-FOL, A. 1951a. *Etudes des Nudibranches de la Méditerranée.* Arch. Zool. Exp. Gén. 88: 1—80.

— 1951b. *Révision du genre Glossodoris Ehrenberg.* J. Conch. Paris 41: 76—164.

— 1953. *Etude de quelques Opisthobranches de la cote atlantique du Maroc et du Sénégal.* Trav. Inst. Chérif. 5: 1—93.

PRUVOT-FOL, A. 1954. *Opisthobranches.* Faune de France vol. 58. Paris.
RAPP, W. 1827. *Über das Molluskengeschlecht Doris und Beschreibungen oiniger neuer Arten desselben.* Nov. Acta Acad. Lep. Carol. Nat. Cur. 13: 515—522.
RISSO, A. 1826. *Histoire naturelle de l'Europe méridionale IV.* 439 p. Paris.
SCHEMEKEL, L. 1968. *Ascoglossa, Notaspidea und Nudibranchia im Litoral des Golfes von Neapel.* Rev. Suisse Zool. 75: 103—155.
VAYSSIÈRE, A. 1902. *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Opisthobranches du Golfe de Marseille. III Nudibranches.* Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille 6.
— 1903. id. Supplément. Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille 8.
— 1909. *Note sur une anomalie tentaculaire chez Chromodoris elegans Cantraine.* Ann. Sci. Nat. Zool. 10: 109—110.
— 1913. *Mollusques de la France.* Enc. Scientifiques Paris.
VÉRANY, J. B. 1846. *Catalogo degli animali invertebrati del Golfo di Genova e Nizza* Genova.
WIRZ-MANGOLD, K. et U. WYSS. 1958. *Opisthobranches.* Faune marine des Pyrénées-Orientales. Suppl. Vie et Milieu IX (2): 71 p.

N° 32. **Fabiola Müller.** — Zur Phylogenese des sekundären Kiefergelenks: Zeugniswert diarthognather Fossilien im Lichte neuer ontogenetischer Befunde. (Mit 2 Abbildungen)

Zoologische Anstalt der Universität Basel.

Zu den Merkmalen der *Mammalia* gehört mit andern ein sekundäres Kiefergelenk (SKG). Die fast endlosen Diskussionen um seine stammesgeschichtliche Entwicklung schienen einen Abschluss zu finden, als von KERMACK u. MUSSETT (1958) und CROMPTON (1958, 1963) Kiefer von fossilen Formen mit doppeltem Kaugelenk beschrieben wurden, weil man mit ihnen eine von ontogenetischen Fakten her erwartbare Doppelgelenkigkeit bei adulten Übergangsformen stammesgeschichtlich dokumentiert sah. Es handelt sich bei den Funden um mesozoische Fossilien mit säugertypischem Squamoso-Dentale-und zugleich mit reptilhaftem Quadrato-Articulare-Gelenk. Die Freude der Paläontologen über das endlich entdeckte, zwischen Reptilien und Säugern vermittelnde phylogenetische Übergangsstadium kann jedoch von ontogenetisch orientierten Morphologen nicht voll geteilt werden. Denn Formen von der Art dieser fossilen Zeugnisse kommen von der Situation der modernen Säuger her als Zwischenformen wohl kaum in Frage. Es wird die Ableitung der *Mammalia* von den *Reptilia* durch Einbeziehung derartiger paläontologischer Dokumente sogar erschwert, weil nun zusätzlich noch erklärt werden muss, wie sich aus der fossilen

Situation mit nebeneinanderliegenden Kiefergelenken (KG) jene der rezenten Säuger mit rostrocaudad verschobenen Gelenken entwickelt haben konnte.

Ich glaube deshalb, dass es wichtig ist, den Zeugniswert dieser ausserordentlich interessanten Funde sorgfältig zu prüfen, um die ohnehin komplizierten Herleitungsversuche nicht unnötig zu überlasten. Wir wollen zu diesem Zweck die bei den modernen Säugern während der Ontogenese durchlaufenen zweigelenkigen Stadien mit den fossilen Funden vergleichen und uns fragen, welche

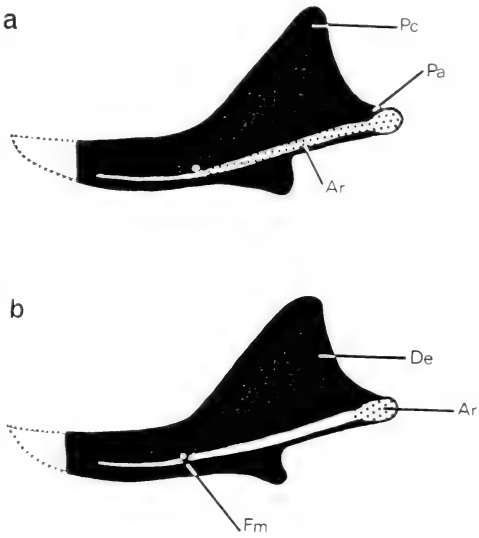


ABB. 1.

Unterkiefer diarthognather Formen: a *Morganucodon watsoni* (n. KERMACK & MUSSETT 1958), b *Diarthognathus broomi* (n. CROMPTON 1963). Die Entdecker der Funde beschreiben zwei an der Innenseite des Dentale (De) verlaufende Rinnen: eine hintere breite reicht bis zum Foramen mandibulare (Fm), eine schmalere führt vom Foramen weiter rostrad. CROMPTON nimmt an, dass die breite Rinne ausser dem Articulare akzessorische Unterkieferelemente (Praearticulare, Supraangulare und Angulare) enthalten hat. Nach KERMACK & MUSSETT wurde sie lediglich vom Articulare besetzt; die schmale rostrale Furche umschloss *bei Morganucodon* wahrscheinlich ein Praearticulare. Pc Proc. coronoideus, Pa Proc. articularis, Ar Articulare.

Merkmale von ontogenetischen Fakten her einer Zwischenform zugestanden werden können. Die Unterschiede zwischen paläontologischen und embryologischen Dokumenten sind in Tab. 1 kurz zusammengefasst.

Wenn wir nun, von ontogenetischen Sachverhalten ausgehend, eine gestaltliche Zwischenform zu rekonstruieren versuchen, dann finden wir folgende ihr zukommende Merkmale:

1. Ihr SKG musste rostral vom primären KG liegen. Es sprechen nach einer Reihe namhafter Morphologen (GAUPP, LUBOSCH, VEIT, EDGEWORTH zit. n. STARCK 1967) folgende Sachverhalte für diese Forderung: der Verlauf der Chorda tympani, die Lage des dritten Trigeminusastes vor dem primären KG der Nichtsäuger und hinter dem SKG der Säuger, die Entstehung des Squamoso-Dentale-Gelenks ausschliesslich im Gebiet der Trigeminus-Muskulatur.

2. Weitere Merkmale einer gestaltlich zwischen Reptilien und modernen Säugern vermittelnden Übergangsform gewinnen wir, wenn wir jenes Stadium der *Marsupialia* und *Eutheria* ins Auge fassen, für welches eine früheste Funktion

beider Gelenke gesichert erscheint. In diesem Stadium (*Abb. 2* a_3, b_3) erfolgt innerhalb des Goniale die Trennung des Malleus vom Meckelschen Knorpel (MK). Der auf frühen ontogenetischen Stufen bis ans Kieferende reichende MK ist stark rückgebildet und zum Teil ossifiziert worden und reicht noch etwa bis zum Foramen mandibulare. In diesem Stadium dürfte das SKG seine Funktionsreife erreicht haben. Wir können dies aus folgenden Gründen annehmen:

Auf dieses ontogenetische Stadium hin wird bei den *Marsupialia* (a_3) der Lippenverschluss gelöst, von dem ich früher (MÜLLER 1968) gezeigt habe, dass er in direkter Zuordnung zur Genese der beiden Gelenke gesehen werden muss;

bei den *Eutheria* (b_3) beobachten wir, dass ein derartiges Stadium die primitivste gestaltliche Grundlage für die Aktualisierung von Nestflüchterverhalten darstellt. *Lepus europaeus*, *Castor canadensis* u. a. werden mit dieser Organisation geboren. Die Nesthocker *Tupaia glis* und *Mesocricetus auratus* beginnen zur Zeit der Malleusablösung zu fressen. Das SKG ist also funktionstüchtig. Der Funktionsbeginn des primären KG hängt ausser vom Gelenkzustand von der Cerebralisationsstufe ab. Bei sehr primitiv cerebralisierten Säugern setzt die Funktion kurz nach diesem Stadium ein, bei ihren Ahnenformen eher früher.

TABELLE 1

Unterschiede zwischen paläontologischen und embryologischen Dokumenten

FOSSILE DOKUMENTE	ONTOGENETISCHE STADIEN
Morganucodon watsoni *Diarthognathus broomi*	
zwei Kaugelenke: lateral liegendes *sekundäres* und medial von ihm *primäres Kiefergelenk*	ein Kaugelenk: *sekundäres Kiefergelenk*, ein prospektives Hörgelenk: *abgewandeltes primäres Kiefergelenk*
gemeinsame Bewegungsachse	Kaugelenk und Hörgelenk mit je eigener Bewegungsachse
Stapes alleiniger Schallüberträger	3 Gehörknöchelchen
breite Rinne für die *akzessorischen Unterkieferelemente (und den Meckelschen Knorpel)** bis zum Foramen mandibulare, schmale bis zum Dentaleende reichend	*Meckelscher Knorpel* in sukzessiver Rückbildung; zur Zeit der Malleusablösung noch bis zum Foramen mandibulare reichend

* Die Beschreiber von *Morganucodon watsoni* (KERMACK & MUSSETT 1958) und *Diarthognathus broomi* (CROMPTON 1963) sprechen nirgends von einer Rinne für den Meckelschen Knorpel. Hingegen schreiben andere Autoren von einer „ Meckelian fossa ". FRICK & STARCK (1963) sowie KUHN-SCHNYDER (1967) erwähnen ausdrücklich, dass die Rinne an der Dentale-Innenseite den Meckelschen Knorpel enthalten hat.

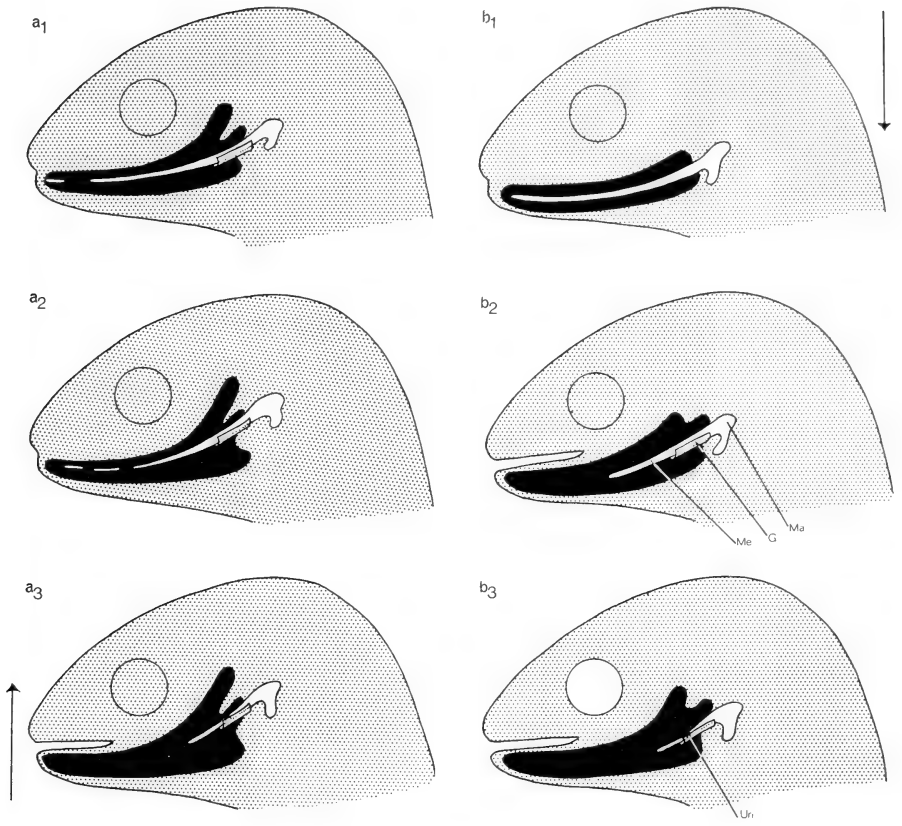


ABB. 2.

Ontogenese und Phylogenese des sekundären Kiefergelenks: a_1-$_3$ zeigt für die *Marsupialia*, b_1-$_3$ für die *Eutheria* die Morphogenese des primären und sekundären KG. Für eine Beurteilung der Funktionsmöglichkeiten ist ausser dem Lippenverschluss (in a_1-$_2$ und b_1 noch realisiert) und dem Auftreten der Gelenkspalten die Länge des Meckelschen Knorpels (Me) zu berücksichtigen. Seine Rückbildung geschieht mit jener des Lippenverschlusses bei den *Marsupialia* langsamer als bei den *Eutheria*. Das Entwicklungsstadium, für welches früheste Funktion der Gelenke anzunehmen ist (a_3, b_3), stimmt jedoch in beiden Linien überein: der Meckelsche Knorpel ist innerhalb des Goniale (G) unterbrochen (Un), der Malleus (Ma) abgelöst. Wirklichen stammesgeschichtlichen Zwischenstufen könnten diese in a_3 und b_3 dargestellten Merkmale zugeordnet werden.

Angenommen, es handle sich bei den dargestellten Stadien um Schlüpf- und Geburtsstadien, so ist mit ihnen in der durch die Pfeile angedeuteten Richtung eine Phylogenese des Ontogenesetypus angegeben. b_3 stellt hierbei die primitivste Gestaltsituation von *Mammalia*-Nestflüchter-Neonaten dar. Es ist diese Sukzession aber lediglich als Formenreihe zu lesen; ein genealogischer Zusammenhang zwischen *Marsupialia* und *Eutheria* ist mit ihr nicht gemeint.

Stadienalter in *Mesocricetus-Tagen:* $a_1 > 16$, $b_1 = 13\frac{1}{4}$
$a_2 \sim 24$, $b_2 = 16$
$b_3 = 19$ Tage.

Eine Funktionsmöglichkeit beider Gelenke vorausgesetzt, kann ein derartiges Entwicklungsstadium der Säuger als Adultsituation von Vorfahren angenommen werden. Über phylogenetisch noch reptilnahere Zwischenstufen, auf denen zum Beispiel die Schallübertragung lediglich durch den Stapes erfolgt sein könnte, geben die ontogenetischen Stadien m. E. keine Hinweise.

Es gehört zu den Gestaltmerkmalen einer der möglichen stammesgeschichtlichen Zwischenformen also ein primäres KG mit einem verkürzten, eventuell innerhalb des Goniale unterbrochenen MK und ein rostral von ihm entstandenes sekundäres KG. (Wir gehen hier nicht auf den an sich wichtigen Umstand ein, dass die KG-Genese verbunden war mit einer Retardierung dergestalt, dass das primäre KG der *Mammalia* später funktionsreif wurde als jenes der *Reptilia.* (MÜLLER 1968). Die mit derartiger Organisation schlüpfenden Formen im Übergangsfeld zwischen Reptilien und Säuger können wir noch nicht zu wirklichen *Mammalia* einordnen, wenn wir für deren Charakteristik den Ontogenesetypus einbeziehen und wenn wir gleichzeitig Überlegungen zur Evolution der Viviparität berücksichtigen. Die Zeit zur Ausbildung einer derartigen Gestaltsituation beträgt bei maximaler Geschwindigkeit (realisiert bei *Mesocricetus auratus*) 19 Tage. Das sind für erste vivipare Formen zu lange Start-Tragzeiten. Die postulierte Zwischenform musste noch bei den *Reptilia* mit Nestflüchterjungen innerhalb des Eies ausgebildet werden. Der Weg zu viviparen Formen verlangte eine Abkürzung der Entwicklungszeit und führte dabei zu direkten *Mammalia*-Vorfahren mit oviparen und viviparen Nesthockerjungen. Diese Nesthocker kamen in einem Gestaltzustand zur Welt, in welchem die Kiefergelenke noch fehlten oder afunktionell waren, sodass Lippenverschluss und Laktation erforderlich wurden. Ich habe über diese Zusammenhänge früher eingehend berichtet. Nach der infolge maximaler Verkürzung der Entwicklungszeit erreichten primitivsten Schlüpfsituation mit etwa 13¼ Tagen bei *Mesocricetus auratus* (b_1) und 12 3/4 Tagen bei *Didelphis virginiana* konnte der vivipare Entwicklungsmodus einsetzen. Jetzt eintretende Tragzeitverlängerung brachte auf der Stufe der *Mammalia* die Skala der rezent realisierten Mannigfaltigkeit bei Geburt zustande.

Abschliessend lässt sich zusammenfassen: der Zeugniswert der fossilen Reste von *Morganucodon* und *Diarthognathus* für eine Herleitung rezenter Säuger ist ein geringer. Die Tatsache einer Funktionsmöglichkeit zweier gleichzeitig vorhandener Kiefergelenke derartiger Formen bringt keine Lösung für die Ableitung unserer rezenten *Mammalia,* da ihnen der Charakter wirklicher oder auch nur modellhafter Zwischenstufen wohl nicht zugesprochen werden darf. Anderseits wird die stammesgeschichtliche Herleitung der modernen *Mammalia* durch das Ausklammern derartiger Formen aber auch einfacher, indem keine nachträgliche Verschiebung ursprünglich nebeneinanderliegender Gelenke angenommen werden muss. Es dürfte dieser Fall darlegen, wie wichtig die Berück-

sichtigung ontogenetischer Sachverhalte für eine Interpretation fossiler Dokumente sein kann.

Résumé

La valeur indicatrice des documents fossiles de *Morganucodon* et *Diarthognathus* est discutée. Les faits ontogénétiques font supposer que de pareilles formes ne représentent pas des stades intermédiaires entre Reptiles et Mammifères modernes. Il s'agit plutôt de convergences et de résultats provenant d'une évolution du type mosaïque qui aboutit à une impasse.

Summary

This is a discussion about the value of the fossile diarthognaths *Morganucodon* and *Diarthognathus* for phylogenetic speculations. With regard to the ontogenetic facts we can not confirm its caracter of intermediate stages on the way to modern Mammals. These forms are rather products of mosaic evolution which lead into a blind alley.

LITERATUR

Crompton, A. W. 1963. *On the lower jaw of Diarthognathus and the origin of the mammalian lower jaw.* Proc. zool. Soc. Lond. 140: 697-746.

Frick, H. und D. Starck. 1963. *Vom Reptil-zum Säugerschädel.* Z. f. Säug. t. k. 28: 321-41.

Kermack, K. A. and F. Mussett. 1958. *The jaw articulation of the Docodonta and the classification of mesozoic mammals.* Proc. Roy. Soc. Lond. B 149: 204-15.

Kuhn-Schnyder E. 1968. *Paläontologie als stammesgeschichtliche Urkundenforschung.* Zürich.

Müller, F. 1968. *Zur Phylogenese des sekundären Kiefergelenks.* Rev. suisse Zool. 75: 373-414.

Starck D. 1967. *Le crâne des Mammifères.* Traité de Zool. 16: 405-549.

N° 33. **S. v. Boletzky.** — Zum Vergleich der Ontogenesen von *Octopus vulgaris*, *O. joubini* und *O. briareus*. (Mit 6 Abbildungen und 1 Tabelle)

Zoologische Anstalt der Universität Basel *
Institute of Marine Sciences, Miami (Florida) **

Einleitung

Die Fragen, die sich aus den Beobachtungen über absolute und relative Eigrössen bei Cephalopoden ergeben, sind zu wiederholten Malen abgehandelt worden (Mangold-Wirz, 1966). Was die Gattung *Octopus* betrifft, so stand der Versuch, die grosse Zahl der Arten nach ihrer jeweiligen Eigrösse wenigstens in zwei Gattungen einzuteilen, lange im Vordergrund (Naef, 1923; Robson, 1929; Pickford, 1945; Pickford und McConnaughey, 1949). Mit der Entdeckung zweier sogenannter Zwillingsarten *(O. bimaculatus* und *O. bimaculoides)*, die sich praktisch nur durch die Grösse ihrer Eier unterscheiden lassen, ist der mögliche systematische Wert dieses Merkmals hinfällig geworden (Pickford und McConnaughey, 1949). Weiterhin von grossem Interesse sind dagegen die allgemein biologischen, oekologischen und zoogeographischen Gesichtspunkte. In diesem Zusammenhang könnte sich die Bedeutung der Eigrösse in der jeweiligen Art der postembryonalen Lebensweise zeigen: es bleibt abzuklären, ob aus kleinen Eiern stets planktische Larven, aus grossen Eiern benthische Jugendstadien, die sofort die Lebensweise der Adulten aufnehmen, schlüpfen.

Unsere Kenntnisse über die Embryologie der Gattung stützen sich ausschliesslich auf die embryologischen Untersuchungen an der Art *O. vulgaris*, die durch kleine Eier und planktische Larven gekennzeichnet ist *(Abb. 1, 6c)*. Die einzigen Arbeiten über die Embryonalentwicklung grosseiiger Octopoden sind Sacarrão's (1943) Untersuchungen über die späten Embryonalstadien von *Eledone moschata* sowie eine Notiz Portmann's (1937) über die Lageveränderungen der Embryonen dieser Art.

Während eines längeren Aufenthaltes am Institute of Marine Sciences (University of Miami, Florida) hatte ich Gelegenheit, die Embryonalentwicklung der Arten *Octopus joubini* Robson, 1929 und *O. briareus* Robson, 1929 zu untersuchen. Beides sind relativ kleine Arten mit sehr grossen Eiern *(Abb. 1)*. Die Unabhängigkeit der Eigrösse von der Körpergrösse der Adulten dokumentiert

---

* Adresse des Autors: Laboratoire Arago, 66 Banyuls-sur-Mer (France).
** Contribution No. 1055 from the Institute of Marine Sciences, University of Miami.

O. joubini als Extremfall. ROBSON's Holotyp ist ein geschlechtsreifes Weibchen mit einer dorsalen Mantellänge von 16 mm, die Chorionlänge der Eier ohne Stiel beträgt 6 mm bei der Eiablage ! In einem Aufzuchtexperiment betrug die Entwicklungszeit vom Schlüpfen bis zur Eiablage ca. 160 Tage (BOLETZKY und BOLETZKY 1969). Eine ausführliche Beschreibung der Embryonalentwicklung beider Arten wird später folgen. In der vorliegenden Studie sollen einige besonders hervor-

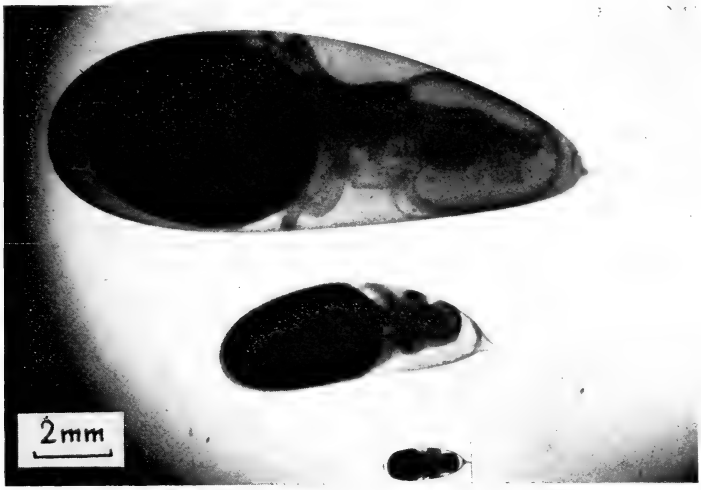


ABB. 1.

Vergleich der Eigrössen von *O. briareus* (oben), *O. joubini* (Mitte) und *O. vulgaris* (unten).

stechende Merkmale bekannten Fakten der *O. vulgaris*-Entwicklung gegenüber gestellt werden.

Ich möchte an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. G. L. Voss, Chairman of the Division of Biological Sciences (Institute of Marine Sciences) und all seinen Mitarbeitern für ihre stete, freundliche Hilfsbereitschaft und vor allem auch für die Beschaffung des wertvollen Laichmaterials sehr herzlich danken.

Meine Arbeit in Miami wurde durch ein Stipendium des Schweizerischen Nationalfonds ermöglicht. Labor- und Materialkosten deckte Grant GB-5729Y der U.S. National Science Foundation.

OCTOPUS JOUBINI

Der aus einzeln am Substrat befestigten Eiern bestehende Laich (PICKFORD, 1945) konnte unter künstlichen Bedingungen im Laboratorium aufgezogen werden (BOLETZKY und BOLETZKY, 1969). Bei den jüngsten Stadien, die mir zur Verfügung standen, bedeckte die Keimscheibe ca. 1/10 der Dottermasse.

Die Blastokinese beginnt etwa bei einer 4/5- Bedeckung des Dotters durch die Keimscheibe (oder etwas später: *Abb. 2*), wenn die Embryonalanlagen als dünnes Relief sichtbar werden. Bei einer Temperatur von 24° C ist die Blastokinese innerhalb von 24 Stunden beendet.

Die Rotation des Embryos (PAINLEVÉ und ORELLI, 1958) ist während der Blastokinese feststellbar; eine Umdrehung benötigt 4-5 Min. Die Rotation scheint etwa mit Beginn der Blastokinese einzusetzen, vom Stad. XIV (nach NAEF, 1923) an ist sie nicht mehr feststellbar.

Der Dotterpuls setzt im Stad. IX ein. Die Kiemenherzen und der Ventrikel beginnen etwa gleichzeitig im Stad. XII zu pulsieren. Mit dem Stad. XIV wird

ABB. 2.

O. joubini. Von rechts nach links: frühe Keimscheibe—3/5-Ueberwachsung des Dotters—Blastoporusschluss (i.a. hat Blastokinese zu diesem Zeitpunkt schon begonnen)—spätes Blastokinese-Stadium.

der zentrale Puls regelmässig, völlig koordiniert sind Ventrikel- und Kiemenherzpulsationen aber erst vom späten Stad. XVI an.

Die Dotterverfrachtung aus dem äusseren in den inneren Dottersack beginnt etwa mit dem Stad. XVI, rund 14 Tage nach Entwicklungsbeginn (24-25° C).

Das Längenwachstum der Arme setzt im Stad. XI ein; im Stad. XIII stellen sie bereits gegen 40% der Gesamtlänge des Embryos dar. Im Stand. XV sind 7-8 Saugnapfanlagen auf den proximalen 2/3 jedes Arms ausgebildet, die proximal zweireihig stehen und distalwärts gleichmässig an Grösse abnehmen. Die äussersten drei Anlagen sind erst in Form hintereinanderliegender Querwülste ausgebildet; ebenso in allen folgenden Stadien.

Die Pigmentierung beginnt mit einer hellorangen Färbung der Retina im Stad. XI, die im Stad. XII in braunrot übergeht. Die ersten Chromatophoren treten im Stad. XV auf, vorerst auf der Kopfunterseite je zwei rechts und links des Trichterrohrs und auf der Dorsalseite des Kopfes; dann folgen Chromatophoren auf der Aussenseite der Arme, im Stad. XVI in Nackengebiet und dorsaler Mantelhöhle und schliesslich im Stad. XVII auf der ganzen Manteloberfläche.

Die zweite Umdrehung, die den Embryo an den freien Eipol und den äusseren Dottersack an den Stielpol des Eies bringt, erfolgt rund eine Woche vor dem

Schlüpfen, in einem Stadium, wo der äussere Dottersack noch etwa 2/5 des Chorions einnimmt. Mit nach aussen gekehrter Ventralseite zwängt das Tier seinen Mantel zwischen Dottersack und Chorion; soweit verläuft die Umdrehung verhältnismässig schnell, während ihre Vollendung bis zu mehreren Minuten dauern kann. Sobald der Mantel den freien Pol erreicht, wird das Tier inaktiv; der Dottersack bleibt noch lange in seiner dorsalen Lage und gleitet erst allmählich zum Stielpol *(Abb. 4)*. Dank individueller Protokollierung der Vorgänge bei den einzelnen Eiern war festzustellen, dass mehrere Embryonen die zweite Umdrehung mit einer dritten rückgängig machten und durch eine vierte wiederholten, sich im ganzen also dreimal aktiv umkehrten. Dies ist umso erstaunlicher, als die Umkehrung für die Tiere ein offensichtlich nicht einfaches Unterfangen darstellt.

Nach durchschnittlich 30 Tagen Embryonalzeit schlüpften die Tiere, meist mit einem Rest äusseren Dotters (äusserer Dottersack max. 2 mm). Der innere Dottersack ist zu diesem Zeitpunkt weitgehend resorbiert und erscheint nur noch als dünne Lage zwischen der stark aufgetriebenen Ingluvies und dem weit entwickelten Hepatopancreas. Das Chorion, das in den späten Embryonalstadien eine Länge von 8 mm (zuweilen bis 8,5 mm) erreicht hat, wird durch das Hoyle'sche Organ eröffnet. Durch den entstandenen Schlüpfspalt gelangen die Tiere mühelos unter Zuhilfenahme ihrer langen Arme ins Freie. Die Wirkung spezieller Hautstrukturen (Kölliker'sche Organe) als indirekte Schlüpfhilfe (Boletzky, 1966) ist somit bei *O. joubini* offensichtlich überflüssig. Tatsächlich besitzt die Art noch voll ausgebildete Kölliker'sche Bündel; ihre Spitzen sind jedoch nicht mehr kopfwärts orientiert, sondern weisen in beliebige Richtungen.

Octopus briareus

Das Material stammt von einem Laich, der im Aquarium abgelegt worden ist. Etwa 2½ Wochen nach der Ablage (Beginn der Beobachtungen) hatten die jüngsten Embryonen bereits Stad. XI erreicht. Im Gegensatz zu *O. joubini* konnten die Eier unter den gleichen künstlichen Bedingungen nicht bis zum Schlüpfen aufgezogen werden. Da das Adulttier am Leben blieb und seinen Laich pflegte, konnten später neue Proben entnommen werden.

Die Blastokinese war bei einem Teil der Eier im Stad. XI abgeschlossen; die Embryonen befanden sich am Stielpol. Andere waren noch in Blastokinese begriffen; dabei war der im übrigen völlig normal entwickelte Embryo zwischen Dotter und Chorion, mit seiner Ventralseite nach aussen gekehrt, eingequetscht *(Abb. 3)*. Andere, ebenfalls normal entwickelte Exemplare im Stad. XI befanden sich noch am freien Pol des Eies. Bei einer nach ca. 25 Tagen Entwicklung entnommenen neuen Probe, bei der sich die Embryonen im Stad. XV-XVI befanden, hatten von 13 Exemplaren nur 7 die Blastokinese beendet, 4 hatten erst begonnen, und 2 befanden sich noch ganz am freien Pol.

Die Rotation des Embryos mit seiner Dottermasse ist im Stad. XI nur noch mit Mühe festzustellen; sie ist ausserordentlich langsam und zudem unregelmässig.

Der Dotterpuls ist im Stad. XI natürlich schon in vollem Gange. Bis zu drei Kontraktionswellen überlaufen gleichzeitig den Dottersack. Die Kiemenherzkontraktionen setzen im Stad. XII ein, die Ventrikelpulsationen etwas später.

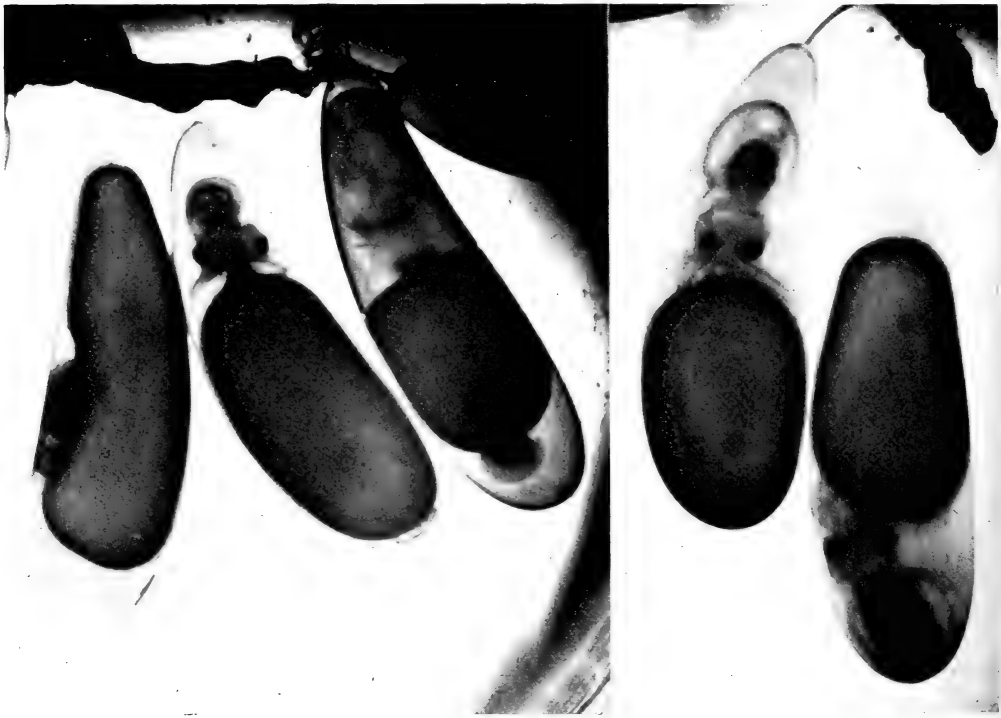


ABB. 3.

O. briareus. Von links nach rechts: verzögerte Blastokinese—Blastokinese beendet—begonnene Blastokinese (etwa die Hälfte des Dotters unbedeckt)—spätere Stadien mit vollendeter bzw. ohne Blastokinese.

Bereits im Stad. XIV ist der Puls ziemlich regelmässig und einigermassen synchron. Völlig koordiniert wird er allerdings erst in späteren Stadien.

Die Dotterverfrachtung setzt nach etwa 25 Tagen (24-25° C) im Stad. XV-XVI ein. Bei den Exemplaren, die sich noch am freien Eipol befinden, wächst der innere Dottersack stärker an als bei den übrigen *(Abb. 3)*.

Das Längenwachstum der Arme beginnt im Stad. XI, wo bereits die ersten Saugnapfanlagen sichtbar werden. Im Stad. XV beträgt die Armlänge etwa 50% der Gesamtlänge des Embryos.

Die Pigmentierung setzt mit heller Orange-Färbung der Retina im Stad. XI ein. Im Stad. XV-XVI erscheinen zwei gelbliche Chromatophoren jederseits des Trichterrohrs, dann folgen weitere auf der Dorsalseite des Kopfes, und später auf Armen und Mantel.

Die zweite Umdrehung erfolgt nach etwa 35 Tagen Entwicklungszeit. Das Chorion ist zu diesem Zeitpunkt bereits leicht birnenförmig aufgetrieben und

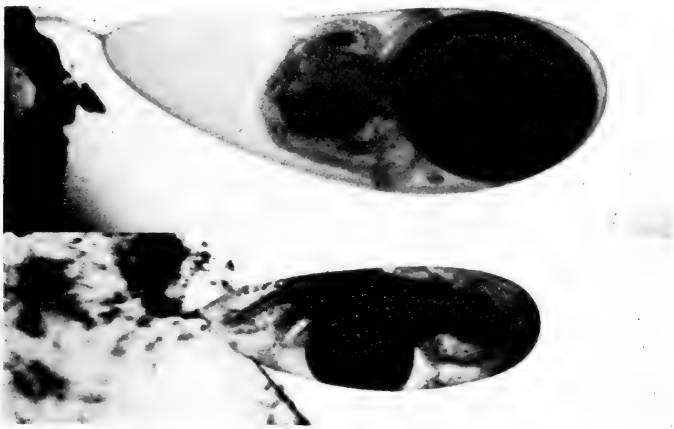


ABB. 4.

Zweite Umdrehung. Oben: *O. briareus*, Beginn der Umdrehung; unten: *O. joubini*, nahezu vollendete Umdrehung (Dottersack noch dorsal).

erleichtert dadurch sicher die Umdrehung. Der äussere Dottersack nimmt noch ungefähr 2/5 des Chorions ein *(Abb. 4)*.

Beim Schlüpfen nach etwa 50 Tagen (in einem Fall ca. 55) ist meist noch ein kleiner äusserer Dottersack vorhanden, der innere ist weitgehend aufgebraucht. Wie bei *O. joubini* helfen die Tiere beim Verlassen des Chorions nach Bildung des Schlüpfspaltes mit den Armen nach *(Abb. 5)*. Im Gegensatz zu *O. joubini* bildet *O. briareus* überhaupt keine Kölliker'schen Organe aus.

DISKUSSION

In mehrfacher Hinsicht ist die embryonale Entwicklung von *O. joubini* und *O. briareus* derjenigen von *O. vulgaris* sehr ähnlich. Das zeigt sich nicht zuletzt darin, dass NAEF's für *O. vulgaris* getroffene Stadieneinteilung — mit gewissen Vorbehalten — auch auf diese beiden Arten angewendet werden kann. Besonders in den frühen Stadien gleichen sich die Embryonen (ohne äusseren Dottersack) aller drei Arten auffallend. Dottersackkreislauf und zentraler Puls zeigen ferner

keine wesentlichen Unterschiede (BOLETZKY, 1968), die Pigmentierung setzt in etwa den selben Stadien und in vergleichbarer Verteilung ein (FIORONI, 1965), ebenso beginnt die Dotterverfrachtung in einem *O. vulgaris* gegenüber nur wenig späteren Stadium (SACARRÃO, 1945, 1956).

Ganz anders verhält es sich mit der Entwicklung der Arme. Während diese bei *O. vulgaris* bis zum Ende der Embryonalzeit rudimentär sind, setzt bei *O. joubini* und bei *O. briareus* schon im Stad. XI ein starkes Längenwachstum der Armanlagen mit kontinuierlicher Ausbildung von Saugnäpfen ein. Beim Schlüpfen beträgt bei beiden Arten die Armlänge mehr als die Hälfte der Gesamtlänge

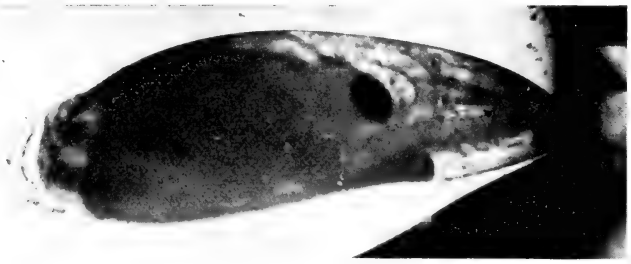


ABB. 5.

O. briareus. Schlüpfen unter allseitigem Einsatz der Arme.

(Tabelle 1). Soweit wir den Embryo ohne seinen Dottersack betrachten, ist dies der eindrücklichste Unterschied. Was nun die Verarbeitung der grossen Dottermasse betrifft, so ist es einleuchtend, dass die beiden Arten eine verhältnismässig längere Zeit dafür benötigen als *O. vulgaris*. Während bei *O. vulgaris* die Zeit vom Beginn der Dotterverfrachtung bis zum Schlüpfen etwa ein Drittel der Embryonalzeit darstellt, beträgt sie bei *O. joubini* und *O. briareus* ungefähr die Hälfte; die beiden dotterreichen Formen stehen in dieser Hinsicht nah beieinander. Im Gegensatz dazu nähert sich *O. joubini* aber in zwei Merkmalen, die ebenfalls mit der Dottermenge direkt zusammenzuhängen scheinen, auffällig der dotterarmen Form *O. vulgaris* an: Erstens ist bei gleicher Temperatur das Stad. XVI mit dem Beginn der Dotterverfrachtung nach etwa gleicher (absoluter) Zeit erreicht. Wohl benötigt *O. joubini* noch rund 20% zusätzliche Zeit zur Erreichung des Schlüpfzustandes gegenüber *O. vulgaris*. Dagegen setzt sich aber *O. briareus* scharf ab mit Beginn der Dotterverfrachtung erst nach einer Zeitspanne, in der *O. vulgaris* bereits den Schlüpfzustand erreicht und *O. joubini* sich ihm stark genähert hat (vgl. Entwicklungszeit, Tabelle 1).

Zweitens erfolgt sowohl bei *O. vulgaris* als auch bei *O. joubini* die Blastokinese fast ausnahmslos im Stad. VIII und ist innert Stunden beendet: *O. vulgaris* bei 24° C in 7 Std. (ORELLI und MANGOLD-WIRZ, 1961), *O. joubini* bei gleicher

Temperatur in weniger als 24 Stunden. Wie schon erwähnt, hat dagegen ein grosser Prozentsatz der Embryonen von *O. briareus* die Blastokinese nicht oder nur unvollständig durchgeführt. Zudem war bei mehreren Embryonen von *O. briareus* bis zur Hälfte des Dotters vom Dottersack unbedeckt geblieben *(Abb. 3)* — eine Erscheinung, die weder bei *O. joubini* noch bei *O. vulgaris* zu beobachten war. Offensichtlich entwickeln sich die Embryonen aber auch unter solchen Bedingungen weitgehend normal.

TABELLE 1

Vergleichswerte zur Beurteilung der Stellung von O. joubini *gegenüber* O. vulgaris *und* O. briareus. *Abgesehen von der Zahl der Kiemenlamellen gibt die Tabelle angenäherte Werte ; alle Messungen sind an lebenden Tieren durchgeführt worden.*

Zustand unmittelbar nach Schlüpfen	O. vulgaris	O. joubini	O. briareus
dorsale ML (mm)	2	4,5	7,5
grösste Armlänge (mm)	0,7	5	12
Mantel- Arm-Index	285	90 →	65
Saugnäpfe pro Arm	3	26 →	35
Lamellen pro ½ Kieme	5 (adult 8-10)	5 (=adult) →	8 (=adult)
Kölliker'sche Organe vorhanden	+	+	—
rostralwärts orientiert	+ ←	—	
Embryonalzeit (Tage) bei 24-25° C	25 ←	30	50

Chorionlänge/-weite nach Eiablage	2,2	0,95	6	2,1	12	3,6
Chorionlänge/-weite vor Schlüpfen	2,75	1,1	8	2,9	14	5
Zunahme in %	25	16	33	38	17	39

Was die mehrmalige Lageveränderung einiger Embryonen von *O. joubini* zur Zeit der zweiten Umdrehung betrifft, so bleibt noch abzuklären, ob sich ähnliches bei den beiden andern Arten findet. Es ist immerhin bemerkenswert, dass keines der beobachteten Exemplare von *O. joubini* auf der Stielseite des Chorions ausschlüpfte, wie es bei *O. vulgaris* verhältnismässig oft zu sehen ist (BOLETZKY, 1966), dass also eine oder drei, aber nie zwei Lageveränderungen durchgeführt werden.

Dass weder *O. joubini* noch *O. briareus* beim Schlüpfen auf Hilfsstrukturen angewiesen sind, ist bereits gesagt worden. Es ist auf jeden Fall für die Beurteilung der Kölliker'schen Bündel und ihrer möglichen Bedeutung wichtig festzustellen, dass sie bei *O. joubini* (noch) vorhanden sind, aber nicht (mehr) mit ihren Spitzen kopfwärts gerichtet sind, wie es für das Funktionieren als Schlüpfhilfe notwendig wäre.

Die Veränderungen, denen das Chorion während der Entwicklung der Embryonen unterliegt, sind aus der Tabelle zu ersehen. Alle drei Formen zeigen eine bedeutende Volumenzunahme.

Obwohl sich *O. joubini* und *O. briareus* als eindeutig grosseiige Formen mit benthischen Jugendstadien, die keinerlei larvale Züge tragen, von *O. vulgaris* mit seinen kleinen Eiern und planktischen Larven absetzen (Abb. 6), stellen wir in einzelnen Merkmalen der Ontogenese einen engeren Zusammenhang zwischen *O. vulgaris* und *O. joubini* fest, der der letzteren Art eine Mittelstellung zuweist und die beiden andern Arten in mancher Hinsicht als Extremformen erscheinen lässt.

SUMMARY

Some aspects of the ontogenesis of two *Octopus* species with large eggs (*O. joubini* Robson, 1929 and *O. briareus* Robson, 1929) are compared to facts known from the embryonic development of *O. vulgaris*. The most striking difference is the strong growth of the arm rudiments from early stages on in *O. joubini* and *O. briareus*. In contrast to the planctonic larvae hatched from small eggs in *O. vulgaris*, the young animals of these two species are benthic from the beginning of the postembryonic life. In spite of this, the ontogenesis of *O. joubini* is in some developmental respects more closely related to that of *O. vulgaris*. This is true for the total length of embryonic development, and more exactly for the period up to stage XVI (according to NAEF, 1923), where the yolk transfer from the outer to the inner yolk sac begins, for the blastokinesis and for the formation of Kölliker's bundles in the skin.

RÉSUMÉ

La comparaison de quelques caractères de l'ontogenèse de deux espèces d'*Octopus* à oeufs riches en vitellus et dont les jeunes animaux sont benthiques dès

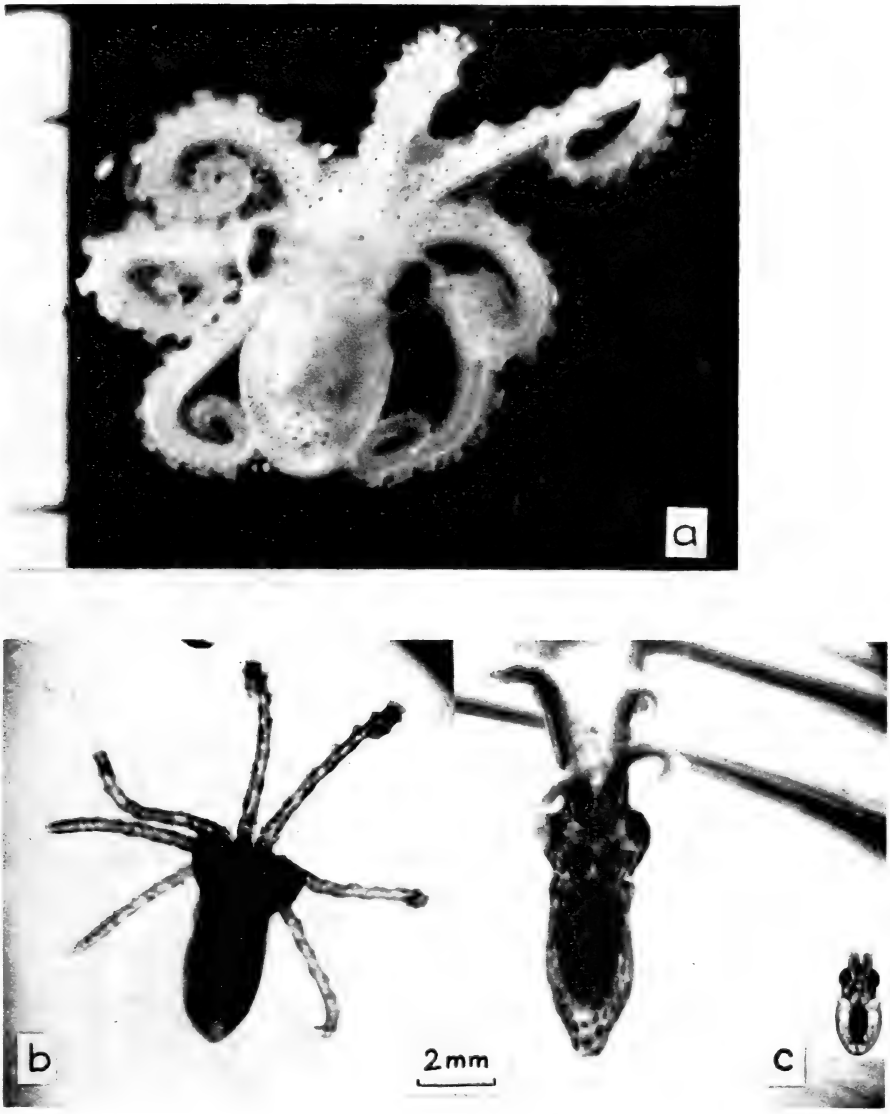


ABB. 6.

Frischgeschlüpfte Jungtiere (in gleicher Vergrösserung) von *O. briareus* (a), *O. joubini* (b) (rechts eine an senkrechter Wand häufig zu beobachtende Stellung), *O. vulgaris* (c).

l'éclosion (*O. joubini* Robson, 1929 et *O. briareus* Robson, 1929) avec ceux connus du développement embryonnaire d'*O. vulgaris*, montre qu'une des deux espèces (*O. joubini*) se rapproche à certains points de vue d'*O. vulgaris*, caractérisé par des œufs de petite taille et des larves planctoniques. La croissance précoce des bras est le principal caractère qui oppose *O. joubini* et *O. briareus* à *O. vulgaris*. Par contre, en ce qui concerne la durée du développement embryonnaire et surtout la période jusqu'au stade XVI (Naef, 1923) avec l'extension du sac vitellin interne, la blastocinèse et la formation de faisceaux de Kölliker dans l'épiderme, l'ontogenèse d'*O. joubini* est plus proche de celle d'*O. vulgaris*.

LITERATUR

Boletzky, S. von. 1966. *Zum Schlüpfen von Octopus vulgaris Lam.* Verhandl. Naturf. Ges. Basel, 77: 165—170.

— 1968. *Untersuchungen über die Organogenese des Kreislaufsystems von Octopus vulgaris Lam.* Rev. Suisse Zool., 75:765—812.

— und M. V. von Boletzky, 1969. *First results in rearing Octopus joubini Robson, 1929.* Verhandl. Naturf. Ges. Basel (im Druck).

Fioroni, P. 1965. *Die embryonale Musterentwicklung bei einigen mediterranen Tintenfischarten.* Vie et Milieu, 16: 655—756.

Mangold-Wirz, K. 1963. *Biologie des Céphalopodes benthiques et nectoniques de la Mer Catalane.* Vie et Milieu, suppl. 13: 285 pp.

Orelli, M. von und K. Mangold-Wirz. 1961. *La blastocinèse de l'embryon d'Octopus vulgaris.* Vie et Milieu, 12: 77—88.

Painlevé J. und M. von Orelli. 1958. *Embryogenèse de la pieuvre Octopus vulgaris.* (Film). Inst. Cinématogr. Scientif., Paris.

Pickford, G. E. 1945. *Le Poulpe Américain. A study of the littoral Octopoda of the Western Atlantic.* Trans. Connect. Acad. Arts Sci., 36: 701—782.

— und B. H. McConnaughey. 1949. *The Octopus bimaculatus problem: a study in sibling species.* Bull. Bingham. Oceanogr. Coll., 12 (4): 1—66.

Portmann, A. 1933. *Observations sur la vie embryonnaire de la Pieuvre (Octopus vulgaris).* Arch. Zool. exp. gén., 76: 24---36.

Robson, G. C. 1929. *Notes on the Cephalopoda-IX. Remarks on Atlantic Octopoda etc. in the Zoölogisch Museum Amsterdam.* Ann. Mag. Nat. Hist. (Ser. 10), 3: 609—618.

— 1929. *A Monograph of the recent Cephalopoda. Part. I. Ocopodinae.* London, 236 pp.

— 1932. *Notes on the Cephalopoda — No. 16. On the Variation, Eggs, and Ovipository Habits of Floridan Octopods.* Ann. Mag. Nat. Hist. (10) 10: 368-375.

Sacarrão, G. F. 1943. *Observations sur les dernières phases de la vie embryonnaire de l'« Elédone ».* Arqu. Museu Bocage, Lisboa, 14: 25—36.

— 1945. *Etudes embryologiques sur les Céphalopodes.* Ibid., 16. 33—70.

— 1956. *Sobre a evolução ontogenética des relaçoes embrião-orgão vitelino nos Cefalópodos.* Ibid., 26: 1—126.

N° 34. **J. Fischer** und **S. Rosin.** — Das larvale Wachstum von *Chironomus nuditarsis* Str. [1] (Mit 5 Abbildungen)

Zoologisches Institut der Universität Bern.

Als erster hat PAUSE (19) das Wachstum von Chironomuslarven untersucht. Er stellte zunächst fest, dass die Larven „ unter kontinuierlicher Streckung " heranwachsen. Durch Bestimmen der Körperlängen waren also die verschiedenen Stadien nicht sicher auseinander zu halten, so dass weitere Merkmale herangezogen werden mussten. Als geeignet erwiesen sich diesbezüglich die Farbe des Blutes, der Entwicklungsstand des Tracheensystems und ganz besonders die Länge der Tubuli. Diese Anhänge des achten Abdominalsegmentes verlängern sich nämlich bei jeder Häutung sprunghaft. Mittels dieser Kriterien konnte PAUSE nachweisen, dass in der Entwicklung von *Chironomus* vier Larvenstadien auftreten. Spätere Autoren (z. B. SADLER 35, CZECZUGA et al. 68) verwendeten zur Charakterisierung der Larvenstadien hauptsächlich die Kopfgrösse.

Bei unserem Objekt, *Chironomus nuditarsis*, ist die bei jeder Häutung erfolgende Vergrösserung der Kopfkapsel so deutlich, dass man auch bei nicht narkotisierten Larven durch Abschätzen der Kopfgrösse sofort das Stadium erkennen kann. Die metrischen Beziehungen, sowie einige weitere Aspekte des larvalen Wachstums, werden im Folgenden dargestellt.

DAS WACHSTUM DER KOPFKAPSEL

Die frisch geschlüpften Larven aus einem grossen Gelege wurden auf viele Zuchtbecken verteilt. Alle ein bis zwei Tage wurden die Larven einer Teilzucht narkotisiert (MS 222 1:1000), anschliessend in Alkohol 80% fixiert und gemessen. Da die Larven vier Augenflecken haben, kann man gut erkennen, ob die Köpfe der auf einen Objektträger gebrachten Larven genau von dorsal oder ventral zu sehen sind, oder ob man sie durch vorsichtige Manipulationen erst in die richtige Lage drehen muss.

Abb. 1 zeigt das Ergebnis einer Mess-Serie. Die Kopfbreiten kommen in vier getrennten Grössenklassen vor, die offenbar den vier Larvenstadien zuzuordnen sind.

Geschlechtsdimorphismus: Während in den drei ersten Stadien eingipflige Verteilungen vorliegen, zeigt das letzte Larvenstadium eine deutliche Zweigipfligkeit. Wie sich bei anderen Versuchen (ROSIN und FISCHER 68) gezeigt hat,

[1] Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

ist dies durch die unterschiedliche Grösse der Geschlechter bedingt: die Weibchen sind grösser als die Männchen.

In der vorliegenden Untersuchung wurde jedoch das Geschlecht der Larven nicht bestimmt. Da aber das Zwischenminimum sehr tief liegt und nur zwei Werte enthält, nehmen wir an, der Ueberschneidungsbereich der beiden Verteilungskurven sei gering und auf diese Messklasse beschränkt. Den einen Wert rechnen wir zu den Männchen, den andern zu den Weibchen. Die getrennt berechneten Mittelwerte liegen also eventuell etwas zu weit auseinander.

Der Geschlechtsdimorphismus wird erst im letzten Stadium deutlich, ist aber, weniger ausgeprägt, in den früheren Stadien auch schon vorhanden. Dies

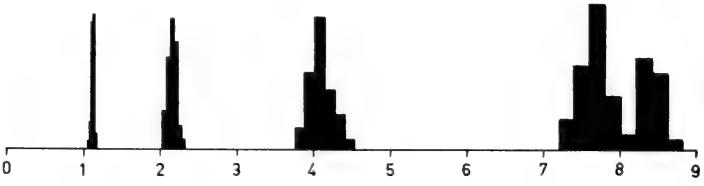


ABB. 1.

Kopfbreiten der vier Stadien. Abszisse: Kopfbreite in 1/10 mm. Ordinate: Häufigkeit der Messwerte in unterschiedlichen Massstäben.

zeigt sich an der ständigen Zunahme der relativen Streuung von 1,8% im ersten Stadium auf 4,8% im vierten Stadium (Tab. 1).

TABELLE 1

Das Wachstum der Kopfkapsel

Stadium	N	$\bar{x}$	s	s/$\bar{x}$ in %	r
1	162	111,5	2,0	1,8	1,93
2	52	214,7	5,6	2,6	1,91
3	107	410,4	14,5	3,5	1,94
4*	66	795,0	38,3	4,8	
4 ♂	42	769	17,6	2,3	
4 ♀	24	841	12,4	1,5	

Die Mittelwerte $\bar{x}$ der Kopfbreite und die Streuungen s sind in μ wiedergegeben. r = Wachstumsrate pro Stadium.

* beide Geschlechter zusammen.

Wachstumsrate: Bei jeder Häutung wächst die Kopfbreite etwa auf die 1,9-fache Grösse an. Die vier Stadien bilden also eine geometrische Reihe und folgen damit dem Dyarschen Gesetz (vgl. WIGGLESWORTH 55). In einer halblogarithmischen Darstellung liegen die Werte somit auf einer Geraden *(Abb. 2)*. Werden die beiden Geschlechter auf Grund der getrennten Werte im vierten Stadium gesondert betrachtet, so ergeben sich unter der Annahme konstanten

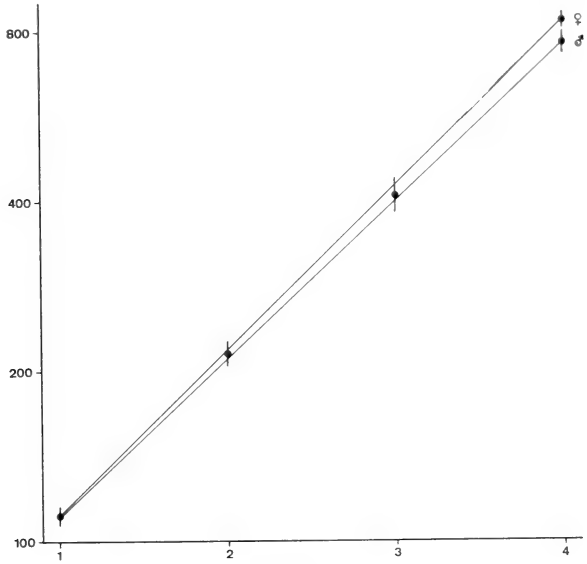


ABB. 2.

Geometrische Progression der Kopfgrössen.
Abszisse: Die vier Stadien in gleichen Abständen abgetragen.
Ordinate: Mittelwerte und doppelte Streuung ($\bar{x} \pm 2$ s) der Kopfbreiten in μ.

Wachstums Raten von 1,90 für die Männchen und 1,96 für die Weibchen. Wie aus Abb. 2 hervorgeht, sind die Messdaten mit dieser Interpretation gut vereinbar.

LÄNGENWACHSTUM

Bei den fixierten Larven wurde ausser der Kopfbreite auch die Gesamtlänge ermittelt. Im Gegensatz zu den Kopfgrössen variieren die Längenmasse kontinuierlich. Werden sie an Hand der Kopfmasse den Stadien zugeordnet, wird ersichtlich, dass sich die Stadien in der Länge etwas überschneiden. Wie die Kopfkapseln, nehmen die Längenspektren geometrisch zu, so dass in doppellogarithmischer Darstellung für die vier Stadien annähernd gleichstreuende Punktwolken entstehen *(Abb. 3)*.

Der Geschlechtsdimorphismus, der sich auch auf die Länge der Larven auswirkt, hat zur Folge, dass die Punktwolken in den späteren Stadien etwas lockerer werden. Im vierten Stadium reichte das ursprüngliche Material nicht aus, um das ganze Längenspektrum zu erfassen, so dass zur Ergänzung grosse Larven aus einer weiteren Aufzucht verwendet werden mussten. Diese Larven haben etwas kleinere Kopfmasse. Es betrifft

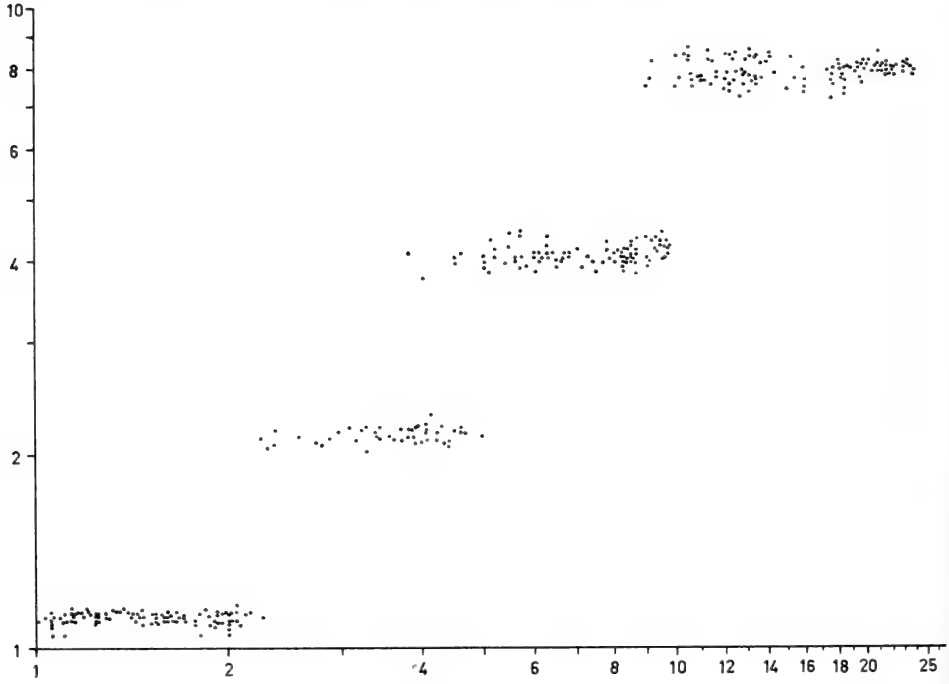


Abb. 3.

Längenspektren der vier Stadien. Abszisse: Gesamtlänge in mm.
Ordinate: Kopfbreite in 1/10 mm.

dies alle Tiere, die über 17 mm lang sind, hauptsächlich Weibchen, die bei der Kopfbreitenanalyse nicht verwendet wurden.

Zusammen mit der Kopfbreite, die das Stadium kennzeichnet, erlaubt die Längenmessung, den Entwicklungsstand der Larven recht genau zu beurteilen.

Verlagerung der Augenflecken vor der Häutung

Kurz vor der Häutung ist am Kopf jeweils ein interessantes Phänomen zu beobachten. Die Augenflecken wandern infolge des Epidermis-Wachstums nach hinten *(Abb. 4)*. An der Stelle, wo sie sich ursprünglich befunden hatten, konnten keine Strukturveränderungen der Cuticula festgestellt werden, die man als Diffe-

renzierung zu einem dioptrischen Apparat deuten könnte. *Chironomus nuditarsis* ist also ein typischer Vertreter der Gruppe von Insekten, die als Larven pigmentierte Stemmata ohne Corneabildung besitzen (vgl. CONSTANTINEANU 30, WEBER 33).

VORPUPPE

Gegen das Ende des vierten Larvenstadiums machen sich verschiedene auf das Puppenstadium hinzielende Veränderungen bemerkbar. Solche Larven werden als Vorpuppen bezeichnet. Die Tiere werden in dieser Phase deutlich kürzer. Der Thorax schwillt an und wird infolge der durchscheinenden Tracheenkiemen, sowie der Bein- und Flügelanlagen, fast weiss. Im Durschschnitt sind die Weibchen grösser als die Männchen. Da sich die Verteilungskurven jedoch überschneiden, ist die Unterscheidung nach der Grösse nicht immer erfolgreich. Nach WENSLER und REMPEL (62) können die Geschlechter an den ektodermalen Genitalstrukturen, die durch die ventrale Wand des achten und neunten Abdominalsegmentes durscheinen, erkannt werden. Bei Tieren, deren Entwicklung nicht weiter verfolgt werden muss, gelingt die Bestimmung des Geschlechtes am leichtesten durch die Sektion der Gonaden.

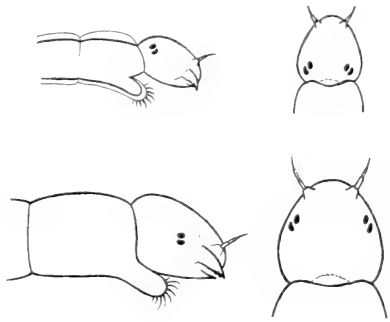


ABB. 4.
Verlagerung der Augenflecken. Oben: kurz vor der Häutung. Unten: nach der Häutung.

ENTWICKLUNGSGESCHWINDIGKEIT

Bei einer Wassertemperatur von 18° C dauern die drei ersten Stadien ungefähr sechs Tage. Für das vierte Stadium wird fast doppelt so viel Zeit benötigt. Bei den Gelege-Aufzuchten ist immer eine beträchtliche Streuung in Bezug auf die Entwicklungsgeschwindigkeit zu beobachten. Abb. 5 zeigt die zeitliche Verteilung der Imaginalhäutungen bei einer Teil-Aufzucht. Die Tiere stammen aus einem Gelege aus dem Freiland. Das Schlüpfintervall umfasst rund vierzehn Tage. Die Männchen entwickeln sich schneller als die Weibchen; sie haben beim Schlüpfen einen Vorsprung von etwa drei Tagen.

Wie an anderer Stelle (FISCHER 69) bereits mitgeteilt wurde, hängt die Entwicklungsgeschwindigkeit sehr stark von der Temperatur ab. Durch Erniedrigen der Wassertemperatur auf 4° C kann die Larvalentwicklung auf mehr als ein Jahr hinausgezögert werden.

Diskussion

Die Wachstumsrate von 1,90 resp. 1,96 pro Stadium gehört zu den grössten bekannten Werten. Für einige andere *Chironomus*-Arten konnten wir aus den Diagrammen von Czeczuga et al. (68) entnehmen, dass hier die Wachstumsraten kleiner sind und meist etwa bei 1,7 liegen. Wir haben deshalb unsern Wert an 112 cytologisch bestimmten Freilandlarven des vierten Stadiums von *Chironomus nuditarsis* nachgeprüft. Bezogen auf die in der vorliegenden Arbeit angegebene Grösse des ersten Stadiums ergab sich eine Wachstumsrate von 1,87. Unser extrem grosser Wert ist also nicht auf besondere Aufzuchtbedingungen zurückzuführen. Eine ähnlich grosse Wachstumsrate (r = 1,91) wurde für

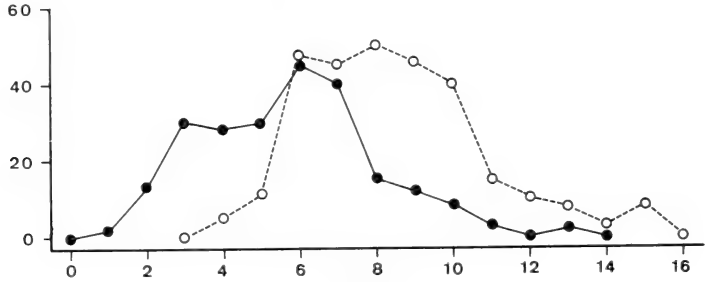


Abb. 5.

Zeitliche Schlüpfverteilung. Abszisse: Tage. Ordinate: Anzahl. Ausgezogene Linie: Männchen. Unterbrochene Linie: Weibchen.

Bombyx mori ermittelt (Teissier nach Wigglesworth 55). Besonders häufig kommt offenbar in den verschiedenen Insektenordnungen der Wert 1,4, also ungefähr $\sqrt{2}$, vor. Dieser Wert ist zu erwarten, wenn sich in der Epidermis vor jeder Häutung eine Mitose abspielt, die Zellen ihre Proportionen behalten und das Epithel einschichtig bleibt. In unserem Fall müsste man zwei Mitoseschritte annehmen. Wagner (51) hat festgestellt, dass bei den Larven von *Calliphora erythrocephala* keine Kernteilungen stattfinden, und dass die Kernvolumina infolge endomitotischen Wachstums diskontinuierlich zunehmen. Bei *Chironomus* liegen die Verhältnisse anders. In Epidermis-Flächenpräparaten und in Schnitt-Präparaten des dritten und vierten Stadiums konnten einige klare Metaphasen und Anaphasen festgestellt werden. Die Epidermis wächst also durch mitotische Zellvermehrung. Die mittlere Kerngrösse nimmt zwar, wie bei *Calliphora*, im Laufe der Entwicklung auch zu. Die Grössenunterschiede, die je nach der Lage der Kerne auch an ein und demselben Präparat beobachtet werden können, beruhen aber wohl zur Hauptsache auf einem verschiedenen Kondensationsgrad (vgl. Schrader und Leuchtenberger 50). Hierfür spricht die Beobachtung, dass in den Flächenpräparaten oft Zweiergruppen genäherter

Kerne zu sehen sind, die als späte Telophasenkerne gedeutet werden können. Je näher sie beisammen sind, desto kleiner und intensiver gefärbt sind sie. Alle Grössengrade bis zu den locker gebauten Interphasenkernen sind vertreten.

Im Gegensatz zu *Calliphora*, wo die Dicke der Epidermis im Laufe der Entwicklung gewaltig zunimmt, bleibt sie bei *Chironomus* in allen Stadien so dünn, dass in der Mitte der Segmente die abgeflachten Kerne noch stark vortreten. Dass zwischen den mitotischen Zellen auch solche vorkommen, die endomitotisch wachsen, ist nicht ausgeschlossen. Auffällige Riesenkerne entstehen aber nicht.

Zusammenfassung

Chironomus nuditarsis durchläuft vier Larvenstadien, die sich an der Grösse der Kopfkapsel eindeutig unterscheiden lassen. Die Wachstumsrate pro Stadium ist konstant und beträgt für die Männchen 1,90 und für die Weibchen 1,96. Die Epidermis wächst durch mitotische Zellvermehrung.

Résumé

Chironomus nuditarsis passe par 4 stades larvaires, qui se distinguent nettement par la grosseur de la tête. Le taux de croissance par stade est constant, il est de 1,90 pour les mâles et de 1,96 pour les femelles. L'épiderme s'accroît par mitoses.

Summary

Chironomus nuditarsis goes through 4 larval stages, which can easily be distinguished by the size of the head. The growth rate per stage is constant, amounting to 1,90 for the males and to 1,96 for the females. The epidermis grows by mitotic cell division.

Literatur

Constantineanu, M. J. 1930. *Der Aufbau der Sehorgane bei den im Süsswasser lebenden Dipterenlarven und bei Puppen und Imagines von Culex*. Zool. Jb. Anat. 52: 253-346.

Czeczuga, B., E. Bobiatynska-Ksok and E. Niedzwiecki. 1968. *On the determination of age structure of the larvae of Tendipedidae (Diptera)*. Zool. Polon. 18: 317-328.

Fischer, J. 1969. *Zur Fortpflanzungsbiologie von Chironomus nuditarsis Str.* Rev. suisse Zool. 76: 23-55.

Pause, J. 1919. *Beiträge zur Biologie und Physiologie der Larve von Chironomus gregarius*. Zool. Jb. allg. Zool. und Physiol. 36: 339-452.

ROSIN, S. und J. FISCHER. 1968. *Zum Selektionswert verschiedener chromosomaler Strukturtypen von Chironomus nuditarsis Str.* Arch. Julius Klaus-Stift. 43: 31-40.

SADLER, W. 1935. *Biology of the midge Chironomus tentans and methods for its propagation.* Mem. Corn. Univ. Agr. Exp. 173: 1-25 (cit. nach Czeczuga et al.).

SCHRADER, F. and C. LEUCHTENBERGER. 1950. *A cytochemical analysis of the functional interrelations of various celle structures in Arvelius albopunctatus (de Geer).* Exp. Cell Res. 1: 421-452.

WAGNER, G. 1951. *Das Wachstum der Epidermiskerne wahrend der Larvalentwicklung von Calliphora erythrocephala Meigen.* Z. Naturf. 6b: 86-90.

WEBER, H. 1933. *Lehrbuch der Entomologie.* Fischer, Jena.

WENSLER, R. J. D. and J. G. REMPEL. 1961. *The morphology of the male and female reproductive systems of the midge, Chironomus plumosus* L. Canad. J. Zool. 40: 199-229.

WIGGLESWORTH, V. B. 1955. *Physiologie der Insekten.* Birkhäuser, Basel und Stuttgart.

N° 35. **F. Römer** und **S. Rosin.** — Untersuchungen über die Bedeutung der Flugtöne beim Schwärmen von *Chironomus plumosus* L. (Mit 2 Textabbildungen)

Zoologisches Institut der Universität Bern.

In der Uferregion des Wohlensees bei Bern sind regelmässig grosse Schwärme von *Chironomus plumosus* zu sehen (Abb. 1). Stellt man sich unter einen solchen Schwarm und summt Töne in der Höhe etwa des a (220 Hz), so prallen nach kurzer Zeit dutzende von Mücken gut spürbar auf das Gesicht. Ähnliche Beobachtungen sind schon mehrfach beschrieben. SYRJÄMÄKI (1966) hat auf diese Weise *Chironomus pseudothummi* anlocken können, und für Stechmücken verschiedener Art ist eine anlockende Wirkung durch Töne bestimmter Frequenz schon früher festgestellt worden (z.B. ROTH 1948, TISCHNER 1955). Die biologische Bedeutung dieses Phänomens ergab sich durch das Studium der Flugtöne: Die Männchen werden beim Schwärmen von den Flugtönen der Weibchen angelockt. Der Schwarm, der sich über optisch wirksamen Bodenmarken bildet (DOWNES 1958, SYRJÄMÄKI 1964, eigene Beobachtungen), ist der Ort der Kopulation, wobei die Männchen auf kleine Distanz die Weibchen akustisch aufspüren.

Nach unseren Beobachtungen gelten diese Befunde auch für *Chironomus plumosus*. Die vorliegende Arbeit befasst sich mit den Flugtönen und den für die Männchen attraktiven Locktönen, wobei der Bedeutung der vorherrschenden Lufttemperatur besondere Beachtung geschenkt wird.

ABB. 1.

Ausschnitt aus dem unteren Bereich eines grösseren Schwarms.

Herrn W. Wirz danken wir für seine wertvolle technische Hilfe beim Fotografieren.

Material und Methode

Die Lockwirkung verschiedener Tonhöhen auf die schwärmenden Männchen.

Voruntersuchungen haben ergeben, dass schwärmende Männchen eine Schallquelle innerhalb eines relativ schmalen Frequenzbereichs anfliegen. Hört der Ton auf, so kehren sie wieder in den Schwarm zurück.

Dieses Verhalten kann zum Studium der Lockwirkung verschiedener Tonhöhen mit folgender Apparatur ausgenutzt werden: Ein Polyeder aus Draht, mit einer Plastikfolie überzogen, dient als Aufprallschirm. Durch einen eingebauten Lautsprecher werden gleich lange und gleich laute, durch Pausen voneinander getrennte Locktöne vorgespielt. Es handelt sich um einfache Sinusschwingungen bekannter Frequenz (90—345 Hz), welche in Form von aufsteigenden und fallenden Tonserien dargeboten werden. Die durch herzufliegende Männchen verursachten Aufprallgeräusche werden über ein ebenfalls eingebautes Mikrophon auf einem zweiten Tonband festgehalten und können dann bei verlangsamter Bandgeschwindigkeit gezählt werden.

Als attraktivste Tonhöhe jeder Serie ist das Mittel der drei am meisten Aufpralle verursachenden Tonfrequenzen festgelegt worden (Abb. 2*a*). Diese Definition wurde gewählt, um windbedingte Störungen etwas auszugleichen.

Die Aufprallhäufigkeit jeder Serie bildet zugleich ein Mass für die momentane Schwarmgrösse, welche während der Dämmerung optisch schwer zu fassen ist. Somit ist eine Möglichkeit gegeben, die Grösse des Schwarmes vom Auftauchen der ersten Männchen an bis zum Wiederverschwinden der letzten durchgehend zu registrieren.

Bestimmung der Flugtonhöhen.

Die Flugtonhöhen der aus dem Schwarm herausgefangenen Mücken sind bei verschiedenen Lufttemperaturen in einem Klimakasten auf Tonband aufgenommen und mit Hilfe eines Tongenerators bestimmt worden.

Die Mücken werden mit einer Drahtschlinge vorne am Abdomen festgehalten. Solange ihre Tarsen eine Unterlage berühren, bleiben die Tiere ruhig, werden sie aber abgehoben, so fliegen sie. Jedes Tier wird bei einer Anzahl verschiedener Temperaturstufen, jedoch unter konstanten Lichtverhältnissen und bei gleichbleibender relativer Luftfeuchtigkeit, fliegen gelassen.

Befunde

Attraktivste Tonfrequenz bei verschiedener Lufttemperatur.

144 Versuchsserien an 23 Beobachtungstagen haben gezeigt, dass die attraktivste Tonhöhe für die Männchen mit der Lufttemperatur beträchtlich ansteigt (Abb. 2*b*). Bei 10°—11° C sind Frequenzen von etwa 190 Hz am wirksamsten, bei 23° C jedoch solche von 260 Hz, was dem Intervall einer Quart entspricht.

An extrem kühlen Morgen bilden sich keine Schwärme. Bei 5,5° sind nicht einmal vorüberfliegende Mücken festgestellt worden. Von Baumästen weggeschüttelte Tiere landeten sofort, nach einem Flug von nur zwei bis drei Metern, am Boden. Bei 6,5° C kamen ebenfalls noch keine Schwärme zustande. Nur ganz wenige Männchen flogen in der Nähe des Beobachtungsplatzes worüber. Erst bei 7,7° C hatte sich ein kleiner Schwarm von etwa 600 Tieren gebildet, aber nur ein einziges Kopulationspaar konnte festgestellt werden. Bei Locktönen von 180 Hz verschob sich der Schwarm nahe zum Aufprallschirm, doch prallten keine Männchen auf. Diese Beobachtungen lassen vermuten, dass tiefe Temperaturen die Hörfähigkeit oder die Kopulationsbereitschaft der Männchen, oder beides, stark beeinträchtigen.

Nie konnten Weibchen angelockt werden. Auch weit über das verwendete Locktonintervall von 90—345 Hz hinausgehende Tonhöhen im Bereich der männlichen Flugtöne (Abb. 2*d*) haben bei Weibchen nie irgendeine Reaktion ausgelöst. An reinen Weibchenschwärmen, die regelmässig zu Beginn der abendlichen Schwarmperiode auftreten, war dies eindeutig feststellbar.

Frequenz der Flugtöne bei verschiedener Lufttemperatur.

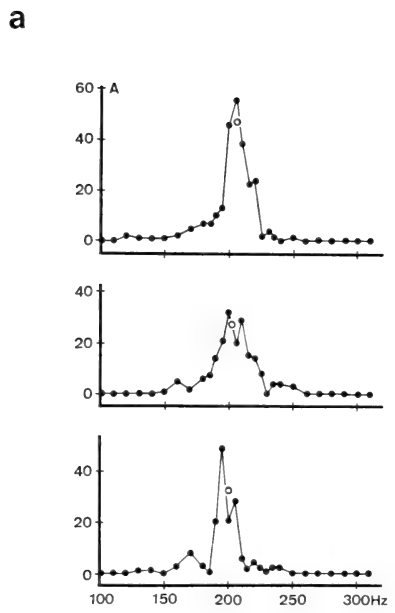
Die Untersuchung der Flugtöne im Labor hat folgendes ergeben: Die Weibchen fliegen regelmässig, ohne grosse Schwankungen in der Tonhöhe; der Flugton der Männchen dagegen schwankt auch bei den befestigten Tieren ganz erheblich Der Flugton liegt bei den Männchen mehr als eine Quint höher als bei den Weibchen, in einem Bereich, auf den sie selbst nicht reagieren (Abb. 2*d*). Die Flugtonhöhe der Mücken steigt mit der Temperatur beträchtlich an (Abb. 2*d*).

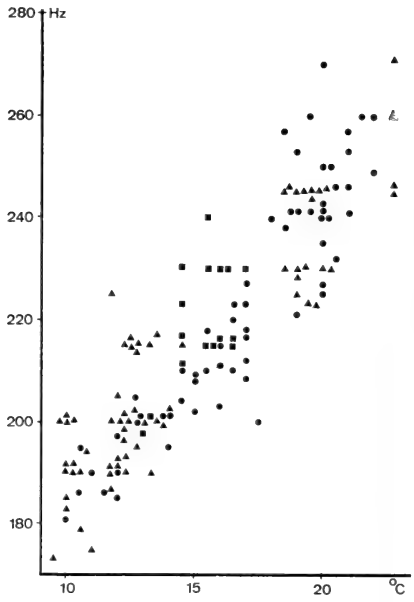
Diskussion

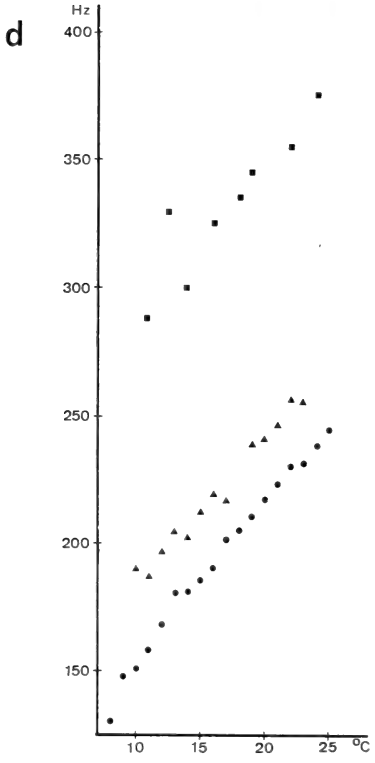
Die eingangs erwähnte Bedeutung der weiblichen Flugtöne für die Anlockung der Männchen lässt erwarten, dass die auf Männchen attraktiv wirkenden Tonhöhen mit den Flugtonhöhen der Weibchen übereinstimmen sollten. Abb. 2*d* zeigt aber, dass bei entsprechenden Temperaturen eine Differenz von etwa 25 Hz besteht, was in diesem Frequenzbereich einen Ganztonschritt ausmacht. Wie aus den Locktonserien (Abb. 2*a*) hervorgeht, reagieren die Männchen kaum noch auf Töne, die 25 Hz unter dem Optimum liegen. Wir vermuten deshalb, dass die Bestimmung der Flugtonhöhe mit unserer Labormethode aus noch unbekannten Gründen etwas zu tief ausfällt.

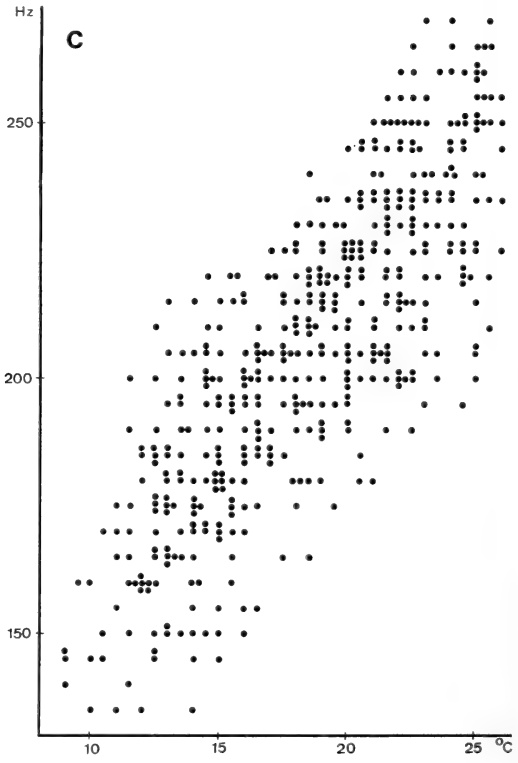
Für die Auffassung, dass trotz dieser Unstimmigkeit der weibliche Flugton als Lockton für die Männchen wirkt, spricht vor allem die völlig gleichartige Temperaturabhängigkeit dieser Töne (Abb. 2*d*), dann auch der enge Frequenzbereich mit Lockwirkung (Abb. 2*a*) und der gleichmässige Flugton der Weibchen.

Dass mit steigender Temperatur der Flugton höher wird, hat unter anderen Sotavalta (1947) für verschiedene Insekten, darunter auch für Culiciden, nachgewiesen. Wie unsere Versuche gezeigt haben, trifft dies nun auch für *Chironomus*


a
A
60
40
20
0
40
20
0
40
20
0
100
150
200
250
300Hz


b
Hz
280
260
240
220
200
180
10
15
20
°C


d
Hz
400
350
300
250
200
150
10
15
20
25
°C


c
Hz
250
200
150
10
15
20
25
°C

plumosus zu. (Bemerkenswert ist, dass nach Sotavalta die Flugfrequenz anderer Insekten, wie *Apis mellifica*, *Bombus agrorum*, *Vespa vulgaris*, *Absyrtus luteus* über einen Temperaturbereich von 16°—30° C konstant bleibt.)

Eine Erklärung dafür, dass neben der Flugtonhöhe auch die wirksame Locktonhöhe mit der Temperatur ansteigt, ergibt sich aus den Befunden von TISCHNER (1955) und KEPPLER (1958). TISCHNER hat bei *Aëdes aegypti* eine temperaturbedingte Zunahme der Resonanzfrequenz der männlichen Antenne nachgewiesen. Andererseits hat KEPPLER gezeigt, dass die Hörbreite auf den Resonanzbereich der Antennen beschränkt und daher relativ eng ist. Dieser enge Hörbereich der männlichen Mücke steigt also mit zunehmender Temperatur in gleicher Weise an, wie die Flugtöne der Weibchen. Unsere Versuche zeigen auf Grund der R e a k t i o n der schwärmenden Männchen auf vorgespielte Locktöne, dass diese Verhältnisse auf *Chironomus plumosus* übertragen werden können.

Die Flugtöne der Weibchen behalten somit für die ganze biologische Temperaturspanne ihre spezifisch attraktive Wirkung auf die Männchen der gleichen Art. Die Lockwirkung wird auch durch die Flugtöne der übrigen Männchen nicht gestört. Diese Töne liegen ausserhalb der Reaktionsbreite, weil die Mücken, wohl wie bei Adëes, ihren eigenen „Fluglärm" übergaupt nicht oder kaum hören können (TISCHNER 1955).

ZUSAMMENFASSUNG

Die Flugtonhöhe von *Chironomus plumosus* ist stark von der Temperatur abhängig. Im Bereich von 12° C—24° C steigt sie bei den Weibchen von 160 Hz, auf 240 Hz, bei den Männchen von 290 Hz auf 375 Hz.

Die Männchen lassen sich durch Töne anlocken, die annähernd mit den im Laborversuch bestimmten Flugtönen der Weibchen übereinstimmen. Für die Attraktivität der Locktöne gilt die gleiche Temperaturabhängigkeit wie für die Flugtöne der Weibchen. Diese behalten somit für eine grosse Temperaturspanne ihre spezifische Lockwirkung.

ABB. 2.

a) Reaktion der Männchen eines kleinen Schwarms auf drei aufeinanderfolgende Locktonserien. Abszisse: Frequenz der Locktöne in Hertz. Ordinate: Aufprallhäufigkeit (A). Leerer Kreis: Attraktivste Tonhöhe.

b) Attraktivste Tonhöhe für die Männchen in Abhängigkeit von der Lufttemperatur. Punkte: Abenddämmerung 1967; Dreiecke: Abenddämmerung 1968; Vierecke: Morgendämmerung 1968.

c) Flugfrequenzen von 51 Weibchen in Abhängigkeit von der Lufttemperatur.

d) Flugtöne und attraktivste Locktöne bei verschiedenen Temperaturen. Vierecke: Flugtöne von zwei Männchen. Dreiecke: attraktivste Locktöne für die Männchen; Durchschnittswerte aus *b*. Kreise: Flugtöne der Weibchen; Durchschnittswerte aus *c*.

Résumé

La fréquence du son produit par le vol de *Chironomus plumosus* est une fonction de la température. Lorsque la température augmente de 12° C à 24° C, la fréquence passe de 160 Hz à 240 Hz chez la femelle, de 290 Hz à 375 Hz chez le mâle.

Les mâles sont attirés par des sons dont la fréquence correspond approximativement à celle qui a été déterminée au laboratoire pour les femelles. La réaction aux sons varie suivant la température parallèlement à la fréquence des sons produits par les femelles. L'action spécifique de ceux-ci reste donc assurée malgré des variations de la température.

Summary

The frequency of the sounds produced by flying *Chironomus plumosus* depends upon temperature. When the temperature is increased from 12° C to 24° C, the frequency of the female sounds raises from 160 Hz to 240 Hz, that of the male sounds from 290 Hz to 375 Hz.

The males are attracted by artificial sounds having approximatly the same frequency as the female sounds we measured in the laboratory. The attractivity of sounds varies with temperature according to the frequency of the flying sounds of females. Their specific attractive action is thus maintained along a wide range of temperature.

LITERATUR

Downes, J. A. 1958. *Assembly and mating in the biting Nematocera.* Proc. 10th internat. Congr. Entomol. 2: 425-434.

Keppler, E. 1958. *Zum Hören von Stechmücken.* Z. Naturf. 13*b*: 285-286.

Roth, L. M. 1948. *A study of mosquito behaviour. An experimental laboratory study of the sexual behaviour of Aëdes aegypti (Linnaeus).* Amer. Midl. Nat. 40: 265-352.

Sotavalta, O. 1947. *The flight-tone (wing-stroke frequency) of insects.* Acta ent. fenn. 4-5: 5-117.

Syrjämäki, J. 1964. *Swarming and mating behaviour of Allochironomus crassiforceps Kieff. (Dipt., Chironomidae).* Ann. Zool. fenn. 3: 20-28.

— 1966. *Dusk swarming of Chironomus pseudothummi Strenke (Dipt., Chironomidae).* Ann. Zool. fenn. 3: 20-28.

Tischner, H. 1955. *Gehörsinn und Fluggeräusch bei Stechmücken.* Umschau, Heft 12: 368-370.

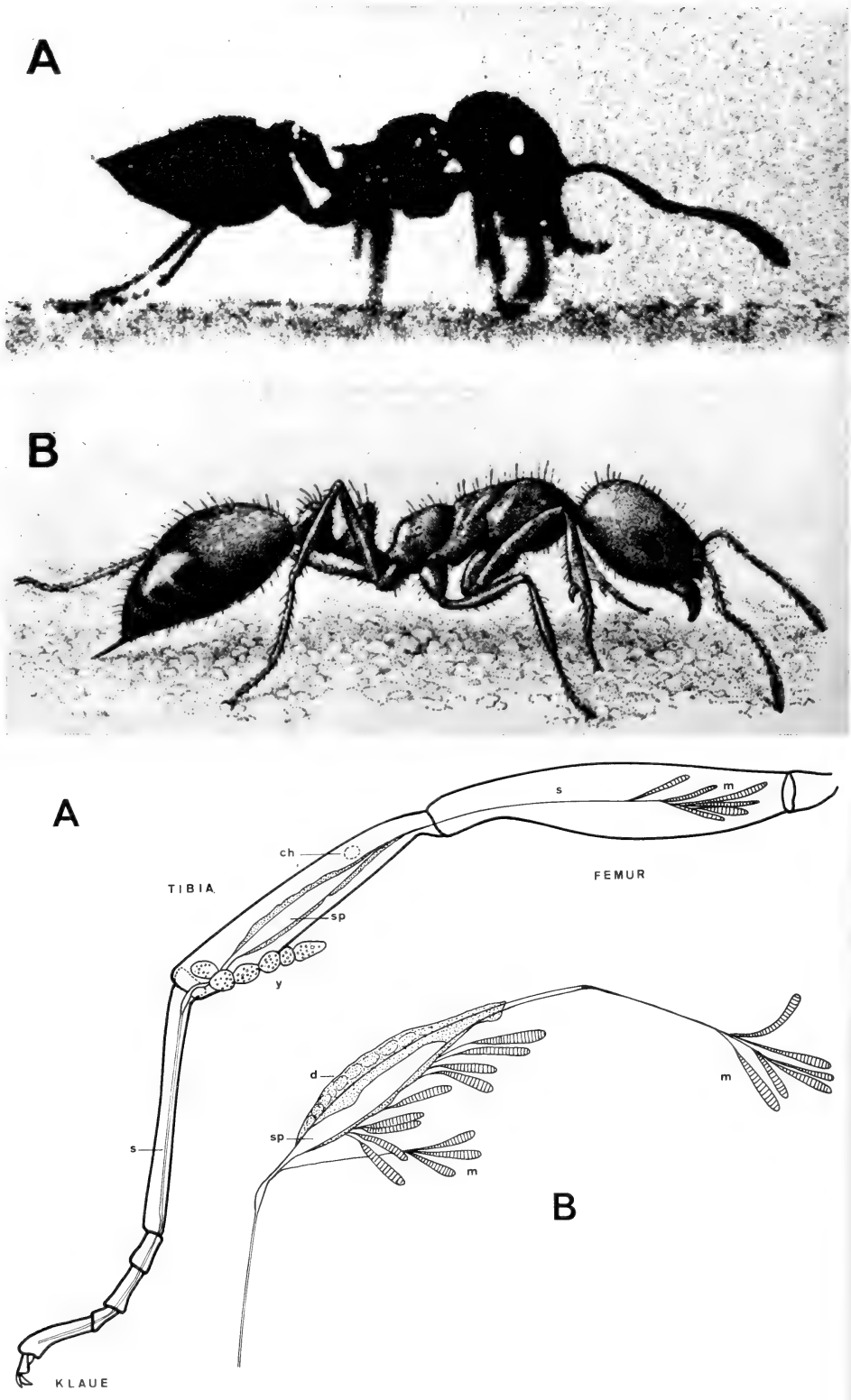
N° 36. **R. H. Leuthold.** — Ein Spurpheromon aus den Hinterbeinen bei der Ameise *Crematogaster ashmeadi* Mayr *(Myrmicinae)* [1] (Mit 2 Abbildungen)

Zoologisches Institut der Universität, Bern.

Während alle bisher untersuchten spurlegenden Ameisenarten das spuraktive Pheromon in Organen des Hinterleibes produzieren und dies durch Abstreichen oder Tupfen des Hinterleibes auf das Substrat auftragen (WILSON 1963, GABBA 1967), bleibt der Hinterleib von *Crematogaster ashmeadi* (und weiterer *Crematogaster* Arten) unbeteiligt am Spurlegen. Ausser den Beinen und Antennen kommt kein Körperteil in Kontakt mit dem Substrat (Fig. 1). Untersuchungen ergaben, dass sich die Spurpheromondrüsen in den Tibien der Hinterbeine befinden (Fig. 2). Die im Femur entspringende Sehne der Fussklaue ist in der Tibia spindelförmig verdickt und dient als Reservoir für das Spurpheromon. Distal dieser Verdickung setzt sich die Sehne schlauchartig hohl fort und vermag das Pheromon in den untern Teil des Tarsus zu leiten, von wo es auf das Substrat übertragen wird.

Crematogaster Arbeiterinnen, die eine Spur anlegen (nach Auffinden einer Futterquelle), sind auffällig durch ihre verlangsamte Fortbewegung und typisch strampelnde Bewegungen mit nach einwärts gerichteten Hinterbeinen. Solches „ Strampeln " erweist sich in Zeitlupenanalyse als aktive Tupf- und Schleifbewegungen der distalen Tarsalglieder gegen das Substrat, die unabhängig vom Rhythmus der Lokomotion verlaufen. Auf diese Weise werden feinste Tröpfchen des Spurpheromons abgesetzt. Auf einer Glasunterlage konnten solche im Phasenkontrastmikroskop nachgewiesen werden. Duftspuren einer einzigen Passage vermögen in günstigen Fällen Nestgenossinnen mit Sicherheit aus Ziel zu leiten; jedoch entsteht eine gut aktive Spur erst aus der Summe mehrerer Markierungsgänge. Gut führende Spuren auf Papier bleiben bei 28° C während 24-48 Stunden aktiv. Sie gehören somit in die Kategorie der Lang andauernden STAMM-Spuren, die eine permanente Duftstrasse bilden, im Gegensatz zu den kurzfristigen Rekrutierspuren, die sich innerhalb von wenigen Minuten verflüchtigen, (*Solenopsis:* WILSON 1962). Der Inhalt eines Pheromonreservoirs bei *Crematogaster* beträgt ca. 10^{-7} ml und reicht, aufgetragen als Petrolätherextrakt, für 1 Meter gut aktive Spur. Die hochwirksame Spursubstanz hat lipophilen Charakter und ist relativ schwer flüchtig.

[1] Ausführliche Darstellung in LEUTHOLD 1968.


A
B
A
s
m
ch
TIBIA
FEMUR
sp
y
d
m
sp
s
m
B
KLAUE

LITERATURVERZEICHNIS

GABBA, A. 1967. *Aspetti dell' organizzazione negli insetti sociali. 2. La sostanza della traccia nei Formicidae.* Natura, Milano 58: 150-172.

LEUTHOLD, R. H. 1968. *A tibial gland scent-trail and trail-laying behavior in the ant Crematogaster ashmeadi* Mayr. Psyche, Cambridge 75: 233-248.

WILSON, E. O. 1962. *Chemical communication among workers of the fire ant Solenopsis saevissima, 1. The organisation of mass-foraging.* Anim. Behav. 10: 134-147.

— 1963. *The social biology of ants.* A. Rev. Ent. 8: 345-368.

FIG. 1.

A. *Crematogaster ashmeadi (Myrmicinae)* beim Anlegen einer Duftspur mit den Hinterbeinen.
B. (Nach E. O. WILSON) Zum Vergleich das Spurlegeverhalten mit dem Stachel bei *Solenopsis saevissima,* wie es für die meisten *Myrmicinae* typisch ist.

FIG. 2.

Morphologie der Spurpheromonorgane in den Hinterbeinen von *C. ashmeadi.*

A. Anordnung der Organe *in situ.*
B. Klauensehne mit Anhängen herauspräpariert.
ch. Chordotonalorgan.
d. Tibialdrüse (Funktion als Pheromondrüse wahrscheinlich, jedoch noch nicht endgültig bewiesen).
m. Muskulatur.
s. Sehne der Fussklaue.
sp. Spindelförmiges Pheromonreservoir als Verdickung der Sehne.
y. Zellkette unbekannter Funktion.

Länge der Tibia 0,6 mm.

N° 37. **A. Dübendorfer.** — Proliferationsdynamik atelotypischer Imaginalscheibenkulturen von *Drosophila melanogaster* [1]

(Mit 3 Abbildungen und einer Tabelle)

Zoologisch-vergl. anatomisches Institut der Universität Zürich.

Einleitung

Werden Imaginalanlagen aus verpuppungsreifen Larven von Drosophila melanogaster durch wiederholte Fragmentation und Implantation in transitorische Adultwirte über längere Zeit kultiviert, so können Kulturlinien auftreten, welche einerseits auffallend stark proliferieren, andererseits aber in larvalen, metamorphosierenden Wirten keine imaginalen Strukturen mehr differenzieren können (Hadorn, 1963, 1964, Hadorn und Garcia-Bellido, 1966). Solche „atelotypischen" Kulturen (Hadorn, 1966), die nach 2½-jähriger Kulturdauer aus halbierten männlichen Genitalscheiben hervorgegangen sind, haben wir im Hinblick auf ihre Proliferationsdynamik untersucht.

Material und Methode

Als Adultwirte verwendeten wir junge, befruchtete Weibchen des Wildstammes „Sevelen". Die Sektion und Fragmentation der Blastemkulturen führten wir in steriler Ringerlösung aus. Alle Wirtsfliegen hielten wir auf Standardfutter (Mais, Agar, Zucker, Hefe) bei 25° C. Es wurde mit dem Kulturstamm 9B I gearbeitet (Hadorn, 1966). Die cytologischen Untersuchungen von Remensberger (1968) haben ergeben, dass für die 9B I-Zellen die Fragmentation des Y-Chromosoms oder dessen gänzlicher Verlust charakteristisch ist.

Versuchsanordnungen und ergebnisse

1. *Der Einfluss der Initialgrösse auf die Proliferationsrate*

Von fünf Kulturserien verschiedener Initialgrösse zeigten die kleinen Implantate die höchste, grosse dagegen die geringste Proliferationsrate, so dass nach 7 Tagen Kulturdauer in allen Serien annähernd die gleichen Endgrössen erreicht wurden (Tab. 1).

---

[1] Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. Hadorn, danke ich herzlich für die Überlassung des Materials und für die Leitung dieser Arbeit.

TABELLE 1.

Kultur Nr.	n	I	$E \pm \sigma$	P
1	23	21,7	296 ± 25	13,7
2	22	10,7	308 ± 45	28,8
3	14	3,82	262 ± 42	68,8
4	12	1,38	193 ± 28	140
5	22	0,503	277 ± 30	550

Proliferationsleistungen von 5 Kulturserien verschiedener Initialgrösse nach 7 Tagen (I = Initialgrösse; E = mittlere Endgrösse $\pm \sigma$ = mittlerer Fehler des Mittelwertes; P = E / I = Proliferationsrate; n = Anzahl Kulturen pro Serie. Volumenwerte von I und E in $mm^3 \times 10^{-3}$).

Da die Endgrösse als Konstante (K_E) angesehen werden kann, zeigt sich die Proliferationsrate (P) der Initialgrösse (I) indirekt proportional. Die Abhängigkeitskurve gehorcht der Formel $P = K_E/I$ und hat demnach den Verlauf einer gleichseitigen Hyperbel (Abb. 1).

An *in vitro*-Kulturen von Hühnerkeimscheiben konnte eine ähnliche Korrelation zwischen Initialgrösse und Proliferationsrate nachgewiesen werden (vergl. SPRATT, 1964).

2. *Der zeitliche Verlauf der Proliferation*

Die Tatsache, dass Kulturfragmente verschiedener Initialgrössen nach Aufenthalt im Adultmilieu verschieden stark proliferieren, wirft die Frage auf, ob die Dynamik der Proliferation je nach den Ausgangsbedingungen variabel sei. Wir implantierten deshalb 160 Kulturfragmente vom Volumen 0,02 mm^3 (Serie A) und ebensoviele mit der Initialgrösse 0,001 mm^3 (Serie B) in 24 Stunden alte weibliche Adultwirte. Während der folgenden Woche wurden täglich 15 Wirtsfliegen beider Serien geöffnet und die Implantate in geeichten Glaskapillaren ausgemessen. Die Resultate sind in Abb. 2*a* dargestellt.

Da die Kulturen der Serie B nach 3 Kulturtagen die Initialgrösse der Kulturen A erreichen, ist ein Vergleich ihrer Proliferationsdynamik von diesem Zeitpunkt an mit derjenigen der Serie A während der ersten 5 Kulturtage möglich. Die entsprechenden Kurvenbereiche sind in Abb. 2*b* durch Parallelverschiebung übereinandergezeichnet. Die Parallelität dieser Kurven zeigt, dass die Proliferationsdynamik verschiedener Kulturen in vergleichbaren Proliferationsphasen gleich

ist und von der Initialgrösse nicht beeinflusst wird. Die Endgrösse liegt für beide Serien bei 0,25 mm³, wird aber von den Kulturen der Serie A um die 3 Tage früher erreicht, welche die B-Kulturen benötigt haben, um zur Initialgrösse A heranzuwachsen.

Die implantierten Kulturfragmente proliferieren — bezogen auf die Kulturdauer — volumenmässig weder exponentiell noch linear. Es lässt sich jedoch auf

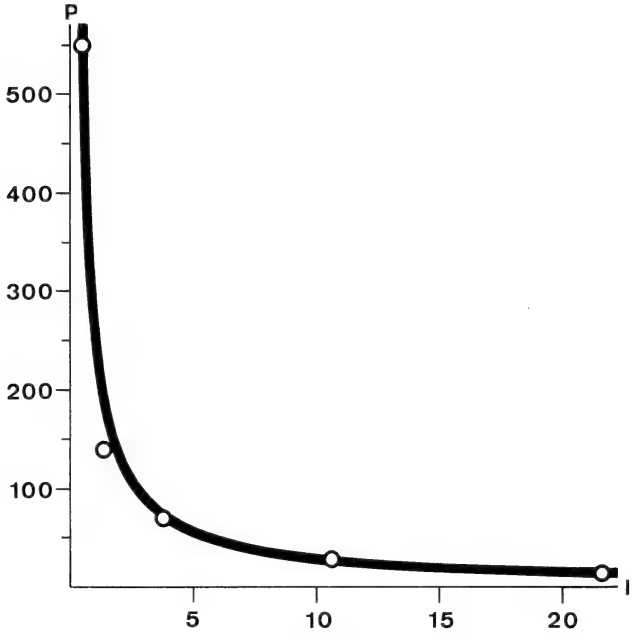


Abb. 1.

Proliferationsrate (Ordinate) von Zellkulturen verschiedener Initialgrösse (Abszisse).
Ausgezogen ist die gleichseitige Hyperbel $P = K_E/I$.
Mittlere (konstante) Endgrösse $= 267{,}2 \times 10^{-3}$ mm³.

andere Art eine Gesetzmässigkeit feststellen: Wird die Form der Kulturen als Kugel angenommen und ihre Oberflächen rechnerisch ermittelt, so zeigt sich die in Abb. 3 dargestellte Korrelation zur Kulturzeit. Der Abb. 2 entsprechend wurden auch hier die vergleichbaren Proliferationsphasen der Serie A und B mit Pfeilen markiert. Während dieser Phase vergrössern beide Kulturlinien ihre Oberfläche linear zur Kulturdauer.

Die ursprünglich grösseren Implantate (A) weichen nach 5 Tagen von dieser Gesetzmässigkeit ab. Sie nähern sich dann asymptotisch einer nicht überschreitbaren Endgrösse, während die kleinen Kulturen (B) während der ersten 3 Tage eine Anfangskrise durchlaufen (geringe Proliferation).

3. *Zur Minimalgrösse der Initialkultur*

Durch Desintegration der Zellverbände wurden Fragmente von 1 bis maximal 100 Zellen hergestellt. Nach Injektion solcher Fragmentsuspensionen in adulte Fliegen konnten bei genügend langer Kulturdauer aus 50% der Wirte wieder

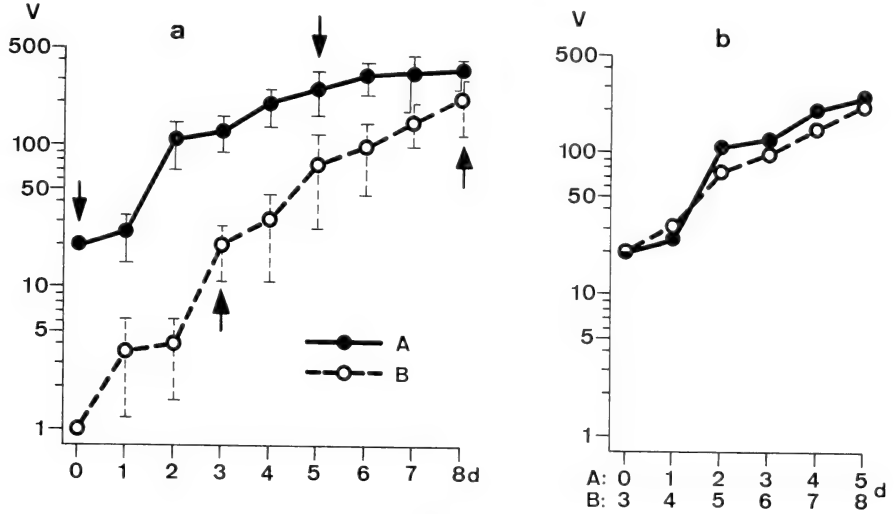


Abb. 2a.

Wachstum zweier Blastemkulturen verschiedener Initialgrösse während 1 bis 8 Kulturtagen (Abszisse: d).
Serie A: ausgefüllte Kreise, Serie B: offene Kreise.
Ordinate: Volumina der Kulturen in $mm^3 \times 10^{-3}$, logarithmisch dargestellt.
—— = Standardabweichung.

Abb. 2b.

Die in Abb. 2a mit Pfeilen markierten Kurvenbereiche sind durch Parallelverschiebung übereinandergezeichnet.

Implantate der normalen Endgrösse isoliert werden, während die restlichen Wirtstiere keine Implantate mehr enthielten. In diesen Fällen haben die kleinen Kulturfragmente die Anfangskrise nicht überwinden können. Dass Einzelzellen im Adultwirt proliferieren, konnten wir mit unseren Experimenten nicht beweisen.

Diskussion

Für optimale Proliferation atelotypischer Drosophila-Blastemkulturen nach einem „Gesetz der konstanten Oberflächenvergrösserung" ist eine Implantatsgrösse erforderlich, die innerhalb bestimmter Grenzwerte liegt. Diese Grenzen bezeichnen

wir für unsere Kulturen als „kritische Initial- und Endgrösse" (vergl. auch SPRATT, 1964). Die kritische Initialgrösse liegt bei 10^{-4} bis 10^{-3} mm³ (ca. 10^3—10^4 Zellen), die kritische Endgrösse bei 0,2 bis 0,3 mm³ (2×10^6–3×10^6 Zellen).

Die Tatsache, dass ausserhalb des durch kritische Initial- und Endgrösse gesetzten Rahmens die Proliferation vermindert ist, wirft die Frage nach möglichen Kontrollsystemen der Proliferation auf.

Obwohl die zur Endgrösse herangewachsenen Kulturen das Abdomen ihrer Wirte vollständig ausfüllen, ist die Hemmung weiterer Proliferation nicht durch

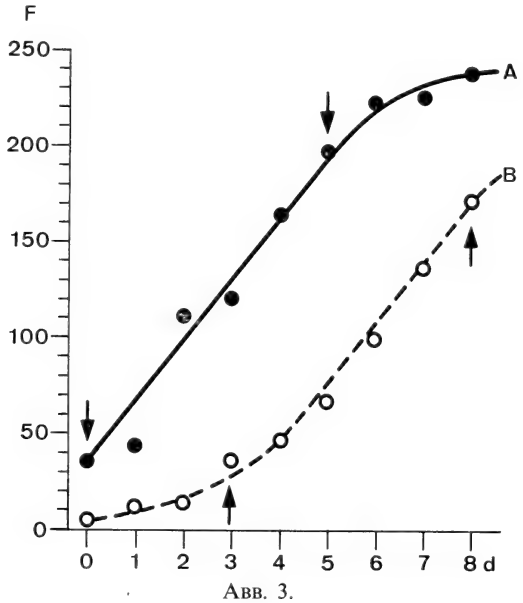


ABB. 3.

Proliferation der Blastemkulturen *A* und *B* (siehe auch Abb. 2a) während 1 bis 8 Kulturtagen (Abszisse: *d*). Ordinate: Oberfläche *(F)* der Kulturen in $mm^2 \times 10^{-2}$.

Platzmangel bedingt, da auch weniger stark proliferierende Blastemstämme gleichen Ursprungs eine charakteristische Endgrösse erreichen, deren Wert trotz des gleichen Wirtes tiefer liegt als bei unserer 9B I-Kultur. Hingegen wäre eine hormonale Proliferationskontrolle, wie sie von BULLOUGH (1962) für Wirbeltiergewebe beschrieben wurde, denkbar.

Wir halten es für wahrscheinlich, dass in unseren Blastemkulturen das Verhältnis der Zahl oberflächlich liegender Zellen zur Anzahl zentral gelegener Zellen für die Kontrolle der Endgrösse eine wichtige Rolle spielt, da die Oberflächenzellen bezüglich Nährstoffversorgung und Abgabe von Stoffwechselprodukten der Kultur die Funktion von Transportzellen übernehmen müssen, während

die zentralen Zellen als reine Verbraucherzellen angesehen werden können. Das sich im Laufe der Proliferation ständig zugunsten der Zentralzellen verschiebende Verhältnis kann einen Wert erreichen, der anscheinend das metabolische Gleichgewicht der Kultur stört und weitere Proliferation verunmöglicht.

Auch die kritische Initialgrösse, die von Kleinstfragmenten nur langsam erreicht wird, könnte mit Problemen des kulturinternen Metabolismus zusammenhängen. Sie wurde schon von verschiedenen Autoren (EARLE, SANFORD, EVANS, WALTZ und SHANNON, 1951) für andere Gewebekulturen beschrieben. Nach den Erfahrungen LIKELY's (1952) kann eine Einzelzelle nur dann proliferieren, wenn sie von weniger als 0,04 mm^3 Kulturflüssigkeit umgeben ist, da sie sonst zuviele zelleigene Stoffe an das Medium verlieren würde (vergl. DAVIDSON, 1964). Wir halten es für möglich, dass die kritische Initialgrösse unserer Kulturen auf ähnliche Weise durch das Haemolymphvolumen des Wirtsabdomens festgelegt wird.

ZUSAMMENFASSUNG

Es wurde mit atelotypischen Blastemkulturen *(in vivo)* gearbeitet, die einer 2½-jährigen Kultur larvaler männlicher Genitalscheiben entstammen. Sowohl sehr kleine als auch relativ grosse Implantate erreichen nach entsprechender Proliferationszeit im Adultwirt dieselbe Endgrösse. Kulturen, deren Volumen innerhalb bestimmter Grenzen, der kritischen Initial- und Endgrösse, liegen, proliferieren nach einem Gesetz der konstanten Oberflächenzunahme.

RÉSUMÉ

Les recherches ont été exécutées avec des cultures de blastèmes atélotypiques provenant d'une culture, âgée de 2½ ans, de disques génitaux larvaires. Les petits implantats, aussi bien que les grands, atteignent après une période de prolifération correspondante, une dimension finale identique. Les cultures, dont le volume se maintient à l'intérieur de deux limites critiques, soit les dimensions initiales resp. terminales, prolifèrent en obéissant à la loi de l'augmentation constante de la surface.

SUMMARY

Atelotypic blastemas from 2½ year old *in vivo* cultures of male larval genital discs were used for this investigation. Very small cultures as well as relatively large ones were found to reach the same final size within a given time. Cultures whose sizes fall within certain limits, i.e. within critical initial and final size, proliferate according to the law of linear increase in surface area.

LITERATUR

BULLOUGH, W. S. 1962. *The Control of Mitotic Activity in Adult Mammalian Tissues.* Biol. Revs. 37: 307-342.

DAVIDSON, E. H. 1964. *Differentiation in Monolayer Tissue Culture Cells.* Adv. Genet. 12: 143-280.

EARLE, W. R., K. K. SANFORD, V. J. EVANS, H. K. WALTZ and J. E. SHANNON. 1951. *The Influence of Inoculum Size on Proliferation in Tissue Cultures.* J. Natl. Cancer Inst. 12: 133-153.

HADORN, E. 1963. *Differenzierungsleistungen wiederholt fragmentierter Teilstücke männlicher Genitalscheiben von Drosophila melanogaster nach Kultur in vivo* Devel. Biol. 7: 617-629.

— 1964. *Bedeutungseigene und bedeutungsfremde Entwicklungsleistungen proliferierender Primordien von Drosophila nach Dauerkultur in vivo.* Rev. Suisse de Zool. 71: 99-115.

— und A. GARCIA-BELLIDO. 1964. *Zur Proliferation von Drosophila-Zellkulturen im Adultmilieu.* Rev. Suisse de Zool. 71: 576-582.

— 1966. *Konstanz, Wechsel und Typus der Determination und Differenzierung in Zellen aus männlichen Genitalscheiben von Drosophila melanogaster nach Dauerkultur in vivo.* Devel. Biol. 13: 424-509.

LIKELY, G. D., K. K. SANFORD and W. R. EARLE. 1952. *Further Studies on the Proliferation in vitro of single isolated Tissue Cells.* J. Natl. Cancer Inst. 13: 177-184.

REMENSBERGER, P. 1968. *Cytologische und histologische Untersuchungen an Zellstämmen von Drosophila melanogaster nach Dauerkultur in vivo.* Chromosoma (Berl.) 23: 386-417.

SPRATT, N. T. 1964. *Introduction to Cell Differentiation.* Selected Topics in Modern Biology, 48-64. Reinhold Publishing Corporation, New York.

N° 38. **Niklaus Weiss.** — Untersuchungen über eine Immunität gegen Mikrofilarien der Art *Dipetalonema viteae* Krepkogorskaja 1933 bei *Meriones libycus* und beim Hamster. (Mit 6 Abbildungen und 1 Tabelle)

Schweizerisches Tropeninstitut, Basel

Der Lebenszyklus der Nagetierfilarie *Dipetalonema viteae*, auch *D. witei* genannt, wurde von CHABAUD (1954), WORMS et al. (1961) und BAIN (1967) untersucht. Hauptwirte sind Wüstenratten der Gattungen *Meriones* und *Rhombomys*, Zwischenwirte die Lederzecken *Ornithodorus tartakovskyi* und *O. erraticus* sowie die Schildzecke *Rhipicephalus spec.* (CHAMSA und WEISS, 1969)

In der vorliegenden Arbeit sollen die Ergebnisse über den Infektionsverlauf bei *Meriones libycus* und beim Goldhamster *(Cricetus auratus)* und über eine Wirtsimmunität gegen *Mikrofilarien* [1] zusammengefasst werden. Für eine ausführliche Darstellung der Einzelergebnisse verweise ich auf meine Dissertation (WEISS, in Vorbereitung). Dort gelangen auch weitere Resultate parasitologischer und immunologischer Untersuchungen zur Darstellung, wie Studien über Antikörperverlauf mit Hilfe der Immunofluoreszenzmethode (COUDERT et al. 1968) nach normalen Infektionen mit Larven III, nach Implantationen von *Makrofilarien* [2] und Injektionen von Mf und Untersuchungen über postnatale Antikörperübertragung von infizierten Weibchen auf ihre Jungen und über den Verlauf der Mikrofilarämie bei transplacentär mit Mf infizierten Tieren.

Material und Methoden

Beim Stamm von *D. viteae* handelt es sich um den von CHABAUD (1952) im Iran isolierten, der seit mehreren Jahren in der Ciba, Basel, gehalten wird Als Zwischenwirte dienten Lederzecken der Art *Ornithodorus tartakovskyi* aus der Zucht des Schweizerischen Tropeninstituts, Basel.

Die Infektion der Nagetiere erfolgt nach Auszählen der infektiösen Larven aus sezierten Zecken (in physiologischer NaCl-Lösung) durch subcutane Injektion in 60-80 Gramm schwere Tiere. Die Infektionsdosis beträgt meist 80-120 Larven III pro Tier. Die Mikrofilarien im Blut werden mittels Augenpunktion an mit Aether anästhesierten Nagern nachgewiesen. Dabei wird das Blut eines Dicken Tropfens von 20 mm^3 nach Hämolyse, Fixierung und Färbung mit Hämatoxylin auf Mf untersucht und ausgezählt. Bei hohen Mf-Zahlen wird das Blut mit Natriumcitratlösung auf 1/20 verdünnt.

Bei den Injektionsversuchen mit Mf wird Blut infizierter *Gerbillus hirtipes* mit hoher Mikrofilarämie (über 10 000 Mf pro 20 mm^3) nach Versetzen mit Antikoagulans (Na-citrat-Lösung) und Bestimmung der Mf-Zahl subcutan injiziert. Bei Gewichtszunahme der Tiere werden die gemessenen Mf-Werte auf das Injektionsgewicht umgerechnet.

Implantationen von Mk erfolgen nach Entnahme sofort mittels Inzision der Haut in der Steissregion.

Die Versuche in vitro werden in sterilem „Schistosomen-Medium“ [3] bei 37 Grad C durchgeführt. Das Medium wird jeden Tag erneuert.

---

[1] Mikrofilarien werden im Text als Mf bezeichnet.

[2] Makrofilarien werden im Text als Mk bezeichnet.

[3] Schistosomen-Medium enthält: 1000 ml Hanks, 400 ml Medium 199, 600 ml Kälberserum, 100 E/ml Penicillin, 40 γ/ml Streptomycin.

Resultate

1. *Infektionsraten*

Von 90 *M. libycus* konnten 69 (=76,7%) erfolgreich mit *D. viteae* infiziert werden. Die Infektionsrate der Männchen (87,6%) liegt höher als diejenige der Weibchen (63,4%). Solche geschlechtsbedingten Unterschiede wurden schon bei andern Wurminfektionen festgestellt.

Bei allen 39 Hamstern war die Infektion erfolgreich. Die Infektionsrate des inadäquaten Wirtes ist somit höher als diejenige des natürlichen.

2. *Infektionsverlauf*

Die Entwicklung der Larven III zu den reifen Mk, die im subcutanen Bindegewebe und in den Fascien der Muskulatur lokalisiert sind, erfolgt über ein 4. Larvenstadium in 7-8 Wochen. Nach dieser Präpatenzzeit schliesst sich eine Mikrofilarämie unterschiedlicher Dauer an (Abb. 1). Die Calcification der Mk beginnt in den *M. libycus* im allgemeinen etwa 12 Monate nach Infektion, beim Hamster schon früher. Doch findet man 15 Monate post inf. noch lebende Mk in beiden Wirten.

Nach Länge der Mikrofilarämie und Anzahl der bei Sektion aufgefundenen Mk werden die Tiere in 5 Gruppen eingeteilt (Tafel I). In den *Gruppen A und B* sind Tiere ohne Mikrofilarämie. Es handelt sich um erfolglose (A) oder um schwache, eingeschlechtliche (B) Infektionen. Bei Tieren der *Gruppen C und D* dauert die Mikrofilarämie weniger als 3 Monate. In *Gruppe C* sind Nager mit schwacher Infektion (Sektionsbefund: 0 oder 1 weibliche Mk) eingeteilt (Abb. 1,a). Frühzeitige Calcification oder Lysis der Mk sind Ursachen der kurzen Mikrofilarämie.

Tiere, in denen nach einer kurzen Patenzzeit mehr als eine weibliche Mk gefunden werden, gehören in die *Gruppe D* (Abb. 1,b-g). Bei *M. libycus* wurden 3-32, beim Hamster 11-71 weibliche Mk festgestellt. Die Mikrofilarämie erreicht ihren Höhepunkt 3-4 Monate post inf.. Die Mf-Maxima liegen für *M. libycus* unter 230 Mf/20mm^3, für die Hamster unter 420 Mf/20mm^3. Die Patenzzeit für Tiere der *Gruppe E* (Abb. 1 h, i) ist länger als 3 Monate. Bei *M. libycus* dauert sie zwischen 6 und 17 Monaten mit einem Maximum 5-8 Monate post inf.. Es können Werte bis zu 22 000 Mf/20mm^3 erreicht werden. Die wenigen Hamster in der Gruppe E mussten wegen bakterieller Infektionen vorzeitig seziert werden.

Bei der Gruppeneinteilung konnten 77 der 90 *M. libycus* und alle infizierten Hamster berücksichtigt werden. Abb. 2 zeigt eine nach Geschlecht getrennte Verteilung aller infizierten Tiere. Sie ist für *M. libycus* signifikant vom Geslecht abhängig (χ^2-Test, $\alpha < 5\%$). 34 der 39 Hamster sind in die Gruppe D einzuordnen.

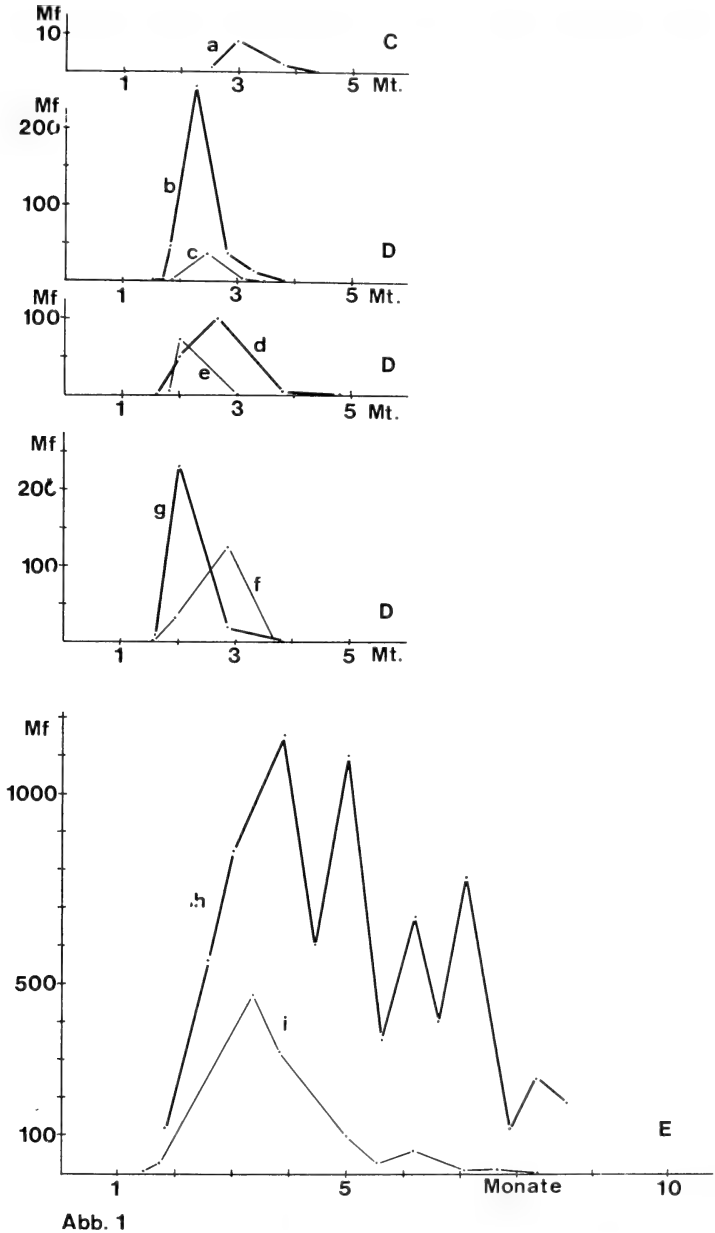


Abb. 1

Mikrofilarämie-Verlauf einiger *M. libycus* und Hamster. In () Anzahl weiblicher (w) und männ-licher (m) Makrofilarien.

a = M. libycus ♀ Nr. 4 (1 w, 3 m)
b = Hamster ♂ Nr. 30 (12 w,10 m)
c = Hamster ♂ Nr. 567D (13 w,10 m)
d = M. libycus ♂ Nr. 35 (6 w, 4 m)
e = M. libycus ♀ Nr. 553D (18 w, 26 m)
f = M. libycus ♂ Nr. 33 (10 w, 3 m)
g = M. libycus ♂ Nr. 32 (11 w, 9 m)
h = M. libycus ♂ Nr. 3 (9 w,11 m)
i = M. libycus ♂ Nr. 5 (1 w, 4 m)

Ein Tier der Gruppe C (mit früher Calcificierung der Mk) und 4 Tiere der Gruppe E (mit bakteriellen Infektionen, hervorgerufen durch Bisswunden) sind Ausnahmen vom üblichen Infektionsverlauf.

TAFEL I. *Gruppeneinteilung bei* M. libycus *und beim* Hamster *nach Infektionsverlauf*[1]

Mikrofilarämie	Gruppe	Tierart	mL	mwMk
keine	A	M. libycus	100	0
	B	M. libycus	90	<1
kürzer als 3 Monate	C	M. libycus	80	<1
		Hamster	65*	1+calc.*
	D	M. libycus	90	14,4
		Hamster	110	21,7
länger als 3 Monate	E	M. libycus	95	15,1
		Hamster	125*	27*

mL: durchschnittliche Infektionsdosis (Anzahl Larven III/Tier
mwMk: durchschnittliche Anzahl weiblicher Mk pro Tier
*Einzelwerte

3. *Untersuchungen an Tieren der Gruppe D über die Immunität gegen Mikrofilarien.*

In Tieren der Gruppe D finden wir nach der kurzen Mikrofilarämie lebende Mk. Bei *M. libycus* ist die durchschnittliche Zahl weiblicher Mk pro Tier mit 14,4 kaum verschieden vom Wert der Gruppe E. Beim Hamster beträgt der Wert für Gruppe D 21,7 (Tafel I). 15,5% der infizierten *M. libycus* und 87,2% der Hamster sind in der Gruppe D eingeteilt und zeigen eine Immunität gegen Mikrofilarien. Die Untersuchungen betreffen materialbedingt vor allem den Hamster. Tiere der Gruppe D nach beendigter Mikrofilarämie werden als *Immuntiere* bezeichnet. Folgende Experimente sind an Immuntieren und Kontrollen, bzw. an ihren Mk ausgeführt worden: *Transplantationen von Mk*, *Injektionen von Mf* und *Versuche mit Mk in vitro*.

3.1. *Transplantationen von Mk*

3.1.1. Werden Mk aus Tieren der Gruppe E oder aus Immuntieren in reine Wirte implantier, so ist eine Mikrofilarämie zu beobachten. Sie dauert bis über 6 Monate bei *M. libycus* und maximal 2 Monate beim Hamster. Die Wirtsreaktion gegen die implantierten Mk ist oft so stark, dass 2 Monate nach Versuchsbeginn keine Mk mehr zu finden sind.

[1] Für die Bestimmung von mL und mwMk wurden *M. libycus*, deren Sektion innerhalb von 12 Monaten erfolgte, und *Hamster*, die spätestens 6 Monate post inf. seziert wurden, berücksichtigt.

3.1.2. Immuntiere bleiben auch nach Implantation von Mk aus Tieren der Gruppe E Mf-negativ.

3.2. Injektionen von Mf

3.2.1. Nach Mf-Injektionen in reine Wirte erfolgt eine transitorische Mikrofilarämie, deren Dauer von Art und Geschlecht des Wirtes abhängig ist. Sie dauert bei *M. libycus* in Männchen 16-22 Wochen (Abb. 3a, b), bei

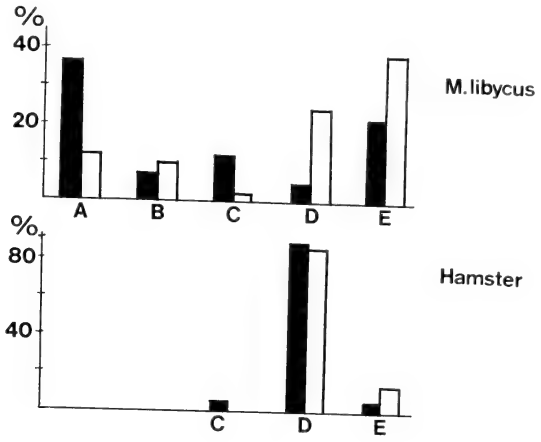


Abb. 2

Nach Geschlecht getrennte Gruppenverteilung in Prozent der infizierten Tiere. schwarze Säulen: Weibchen; weisse Säulen: Männchen

reifen Weibchen nur 8-10 Wochen (Abb. 4a, b). Bei transplacentär infizierten, juvenilen Tieren beiden Geschlechts findet man Mf bis zum Alter von ca. 20 Wochen (Weiss, in Vorbereitung). Beim Hamster sind Mf 7-9 Wochen bei Männchen (Abb. 5a, b) und 5-7 Wochen bei Weibchen im Blut.

3.2.2. Mf-Injektionen in Immuntiere: 5-14 Monate nach Infektion werden nie Mf im peripheren Blut gefunden, selbst wenn bis zu 34 000 Mf pro g Körpergewicht injiziert werden.

3.2.3. Tiere, die mit homogenisierten Mk, lyophilisierten Mk oder lyophilisierten Mf vor der Mf-Injektion „immunisiert" werden, zeigen eine stark verkürzte Mikrofilarämie (Abb. 5c, d). Bei retardierter „Immunisierung" tritt eine vorzeitige starke Verminderung der Mf-Zahlen gegenüber den Kontrollen auf (Abb. 3c).

3.2.4. Über wiederholte Mf-Injektionen in reine Tiere gibt Abb. 6 Aufschluss. Bei *M. libycus* werden die Mikrofilarämien mit jeder weiteren Injektion kürzer und niedriger im Vergleich zur vorhergehenden. Doch selbst 8 Monate

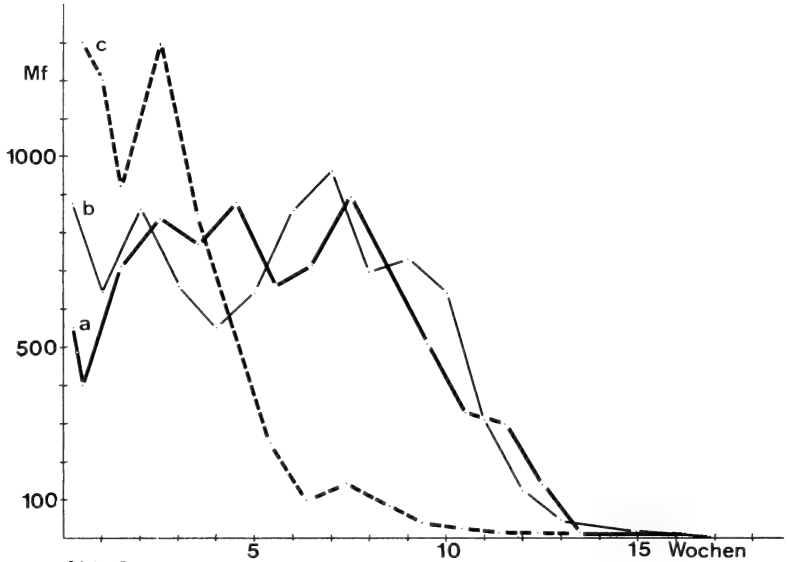


Abb. 3

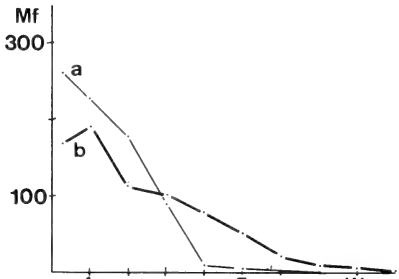


Abb. 4

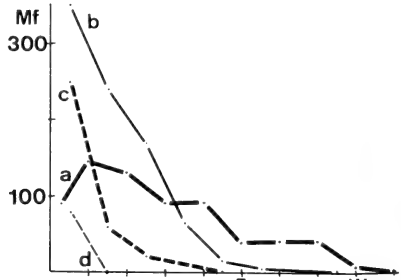


Abb. 5

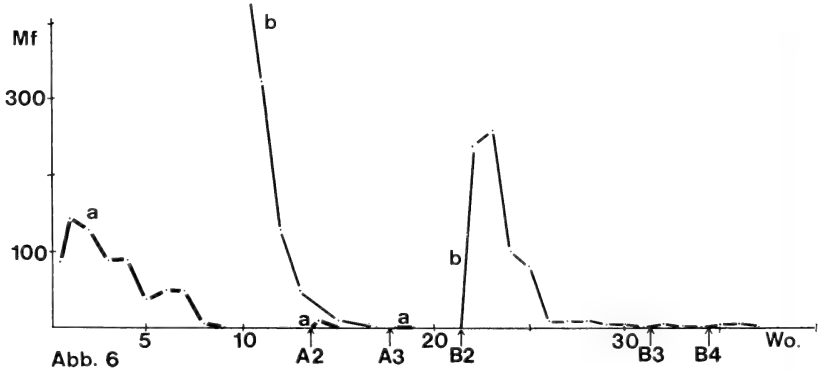


Abb. 6

nach Versuchsbeginn (nach der 4. Injektion) findet man noch einige Mf im peripheren Blut. Im Gegensatz dazu bleibt der Hamster bereits nach der 3. Injektion Mf-negativ. Frühestens tritt das Immunphänomen 2 Monate nach der Erstinjektion auf. Die Immunität kann über 5 Monate nachgewiesen werden.

3.3. In-vitro Versuche mit Mk

3.3.1. Mk können im Schistosomenmedium bis maximal 20 Tage am Leben gehalten werden. Die maximale tägliche Mf-Produktion pro Weibchen beträgt 15 000.

3.3.2. Mk aus Immuntieren beginnen sofort nach Ueberführung ins Medium mit der Mf-Abgabe.

3.3.3. Die Zugabe von 10% Serum von Immuntieren zum Medium vermindert die Mf-Abgabe auf 0-3% der Produktion von Kontrollgruppen in Medium mit 10% normalem Hamsterserum.

3.3.4. Werden Mk vorübergehend (1 bis 3 Tage) in Medium mit Immunserum gehalten und dann in Normalmedium zurückgeführt, wird sofort die Mf-Abgabe erhöht. Sie ist oft bedeutend grösser als vor Ueberführung in Medium mit Immunserum.

ABB. 3.

Mf-Injektionen in *M. libycus* ♂
a = MMf 9 40.000 Mf/g
b = MMf 4 16,000 Mf/g
c = MMf 16 40.000 Mf/g Injektion von homogenisierten Mk 1 Woche vor, mit und 2 Wochen nach Mf-Injektion

ABB. 4.

Mf-Injektionen in *M. libycus* ♀
a = MMf 29 5.500 Mf/g
b = MMf 37 6.000 Mf/g

ABB. 5.

Mf-Injektionen in Hamster ♂
a = HMf 5 5.000 Mf/g
b = HMf 34 7.000 Mf/g
c = HMf 23 6.000 Mf/g Injektion i.p. von lyophilisierten Mf 5 ½, 4 und 2 Wochen vor Mf-Injektion
d = HMf 20 5.000 Mf/g Injektion i.p. von lyophilisierten Mk 5 ½, 4 und 2 Wochen vor Mf-Injektion.

ABB. 6.

Wiederholte Mf-Injektionen in *Hamster* und *M. libycus*
a = *Hamster* (HMf 5) A1: 5.000 Mf/g, A2: 4,500 Mf/g
A3: 6.500 Mf/g
b = *M. libycus* (MMf 4) B1: 16.000 Mf/g, B2: 6.500 Mf/g
B3: 7.500 Mf/g, B4: 7.000 Mf/g

Diskussion

Die vorliegenden Untersuchungen an der Nagetierfilarie *D. viteae* zeigen, dass bei einem Teil der infizierten *M. libycus* und bei fast allen Hamstern 4-5 Monate nach Infektion die Mf aus dem peripheren Blut verschwinden, obwohl noch lebende Mk bei der Sektion zu finden sind. Diese Mk produzieren bei Implantation in reine Wirte (vgl. 3.1.1.) oder in vitro (vgl. 3.3.2.) sofort Mf. Bei Zugabe von Immunserum wird in vitro die Mf-Abgabe stark herabgesetzt (vgl. 3.3.3.). Ein Einfluss auf die Embryogenese kann kurzfristig in vitro nicht festgestellt werden (vgl. 3.3.4.). Möglicherweise verhindert ein Precipitationspfropf an der Genitalöffnung ein Austreten der Mf aus der Mk. Wong (1964) erhielt ähnliche Resultate mit *Dirofilaria immitis*. Er konnte eine allgemeine Suppression der Stoffwechselaktivität der Mk in Immunserum feststellen. Ob und wie stark die Embryogenese in den Immuntieren beeinflusst wird, ist unklar. Injektionen von Mf in Immuntieren führten zu keiner Mikrofilarämie (vgl. 3.2.2.) Die Mk werden noch längere Zeit toleriert, bis ihre Calcification und Lysis einsetzt. Das zeigt, dass die Immunität spezifisch gegen Mikrofilarien gerichtet ist. Ramakrishnan et al. (1962) beschrieben eine Immunität gegen Mf der Art *Litomosoides carinii* in weissen Laborratten. Es ist bekannt, dass Mf im Blut von normalen Wirten lange Zeit überleben können (vgl. 3.2.1.). Interessant ist, dass bei reifen *Meriones*-Weibchen die Ueberlebenszeit der Mf im peripheren Blut gegenüber den Männchen stark verkürzt ist. Ob auch hier, wie bei anderen Wirt-Parasit-Beziehungen Sexualhormone eine Rolle spielen, wäre abzuklären. Eine nachweisbare Immunreaktion nach Mf-Injektionen bei *M. libycus* ist nicht vorhanden. Eine Verwandtschaft zwischen Wirt- und Parasitantigen könnte dies erklären (Damian, 1964, u.a.). Im Gegensatz dazu haben Mf im Hamster eine kürzere Überlebenszeit als im natürlichen Wirt (vgl. 3.2.1.) und schon 2 Wochen nach Injektion lassen sich die ersten Antikörper nachweisen (Weiss, in Vorbereitung). Antikörper, hervorgerufen durch Injektionen von toten Mk oder Mf, haben einen Einfluss auf den Verlauf der Mikrofilarämie (vgl. 3.2.3.), aber für die Ausbildung einer Immunität sind lebende Mf nötig. Stoffwechselprodukte der Mf sind offensichtlich antigenisch wirksam. Eine Immunität kann beim inadäquaten Wirt durch wiederholte Mf-Injektion herbeigeführt werden (vgl. 3.2.4.). Vergleichbare Resultate erhielt Wong (1964) bei Mf der Art *Dirofilaria immitis* im Hund.

Zusammenfassung

Eine erworbene Immunität gegen Mikrofilarien der Art *Dipetalonema viteae* wurde bei *Meriones libycus* und bei *Cricetus auratus* (Goldhamster) untersucht., Makrofilarien-Transplantationen, Mikrofilarien-Injektionen sowie in-vitro-Versuche führten zu folgenden Schlüssen: Die Immunität ist spezifisch gegen Mikro-

filarien gerichtet; Makrofilarien werden ohne Verlust ihrer Reproduktionsfähigkeit toleriert. Eine Immunität kann in reinen *Hamstern* durch wiederholte Injektionen lebender Mikrofilarien herbeigeführt werden. Zirkulierende Antikörper haben einen Einfluss auf die Lebensdauer der Mikrofilarien im Blut und *in vitro* auf die Abgabe von Mikrofilarien durch die Makrofilarien.

Résumé

Une immunité acquise contre les microfilaires de l'espèce *Dipetalonema viteae* a été étudiée chez *Meriones libycus* et chez *Cricetus auratus* (Hamster doré). Des transplantations de macrofilaires et des injections de microfilaires ainsi que des essais *in vitro* amènent aux conclusions suivantes: L'immunité est spécifique contre les microfilaires; les macrofilaires sont tolérés sans perte de leur capacité de reproduction. Chez les Hamsters, une immunité peut être obtenue par injections de microfilaires vivantes. Les anticorps en circulation ont une influence sur la durée de vie des microfilaires dans le sang et, *in vitro*, sur la production de microfilaires par les macrofilaires.

Summary

An acquired immunity to *Dipetalonema viteae* has been studied in *Meriones libycus* and *Cricetus auratus* (golden hamster). Transfers of adult worms, injections of microfilariae and experiments *in vitro* have led to the following conclusions. The immunity is specific for microfilariae; adult worms are tolerated without losing their fertility. Immunity may be produced in previously uninfested hamsters by repeated injections of microfilariae. Antibodies in the blood have an effect upon the longevity of the microfilariae and, *in vitro*, on the production of microfilariae by the female worms.

LITERATURVERZEICHNIS

Bain, O. 1967. *Biologie larvaire et mécanisme de transmission de la filaire Dipetalonema vitaea.* Ann. Parasit. hum. comp. 42: 211—267.

Chabaud, A. G. 1954. *Sur le cycle évolutif des spirurides et de nématodes ayant une biologie comparable.* Ann. Parasit. hum. comp. 29: 238—249.

Chamsa, M. und N. Weiss. 1969. *Epidemiologische Untersuchungen an einer Nagetierfilariose (Dipetalonema viteae, Krepkogorskaja 1933) im Iran.* Acta trop. 26: Nr. 4.

Coudert, J. et al. 1968. *Diagnostic sérologique des Filarioses par Immuno-Fluorescence sur coupes de Dirofilaria immitis et de Dipetalonema viteae.* Bull. Soc. Path. Exot. 61: 435-441.

Damian, R. T. 1964. *Molecular mimicry: antigen sharing by parasite and host and its consequences.* Amer. Nat. 98: 129—149.

RAMAKRISHNAN, S. P. et al. 1962. *Evidence of acquired immunity against microfilariae of Litomosoides carinii in albino rats with mite-induced infection.* Ind. J. Mal. 16: 263-268.

WONG, M. M. 1964. *Studies on microfilaremia in dogs. II. Levels of microfilaremia in relation to immunologic responses of the host.* Am. J. trop. Med. Hyg. 13: 66-77.

WORMS, M. J. et al. 1961. *Dipetalonema witei, filarial parasite of the jird, Meriones libycus. I. Maintenance in the laboratory.* J. Parasit. 47: 963-970.

N° 39. **Georg Pilleri** und **Carola Kraus.** — Zum Aufbau des Cortex bei *Cetaceen.* [1] (Mit 1 Abbildung und 4 Tabellen)

Hirnanatomisches Institut der Psychiatrischen Universitätsklinik, Bern.

EINLEITUNG

Der Aufbau der Grosshirnrinde und die Bedeutung des Oberflächenreliefs des Endhirns erregte schon früh das Interesse vieler Forscher. So glaubte schon ERASISTRATOS VON JULIS (300 v. Chr.), der Mensch sei deshalb das intelligenteste Wesen, weil sein Gehirn das windungsreichste sei.

Der Entwicklung des Endhirns, sowie der Grosshirnrinde kommt innerhalb der Tierreihe eine besondere Bedeutung zu. Bei den Amphibien existiert lediglich der sog. Palaeo- und Archicortex. Ein Neocortex tritt zum erstenmal bei den Reptilien auf. Aber erst bei den Säugetieren kommt es zu einer intensiven Ausbildung der Grosshirnrinde. Im Laufe der Evolution wurde unabhängig voneinander bei zwei verschiedenen und oekologisch völlig voneinander getrennten Säugerordnungen ein sehr hoher Differenzierungsgrad des Isocortex erreicht, einmal bei den Primaten, das andere Mal bei den Cetaceen.

Die Frage nach der morphologischen Wertigkeit der Cetaceenrinde wird in der Literatur verschieden diskutiert. RIESE (1925) beschreibt die Cetaceenrinde als äusserst primitiv. MAJOR (1879), BIANCHI (1905), ZVORYKIN (1964), PILLERI, KRAUS UND GIHR (1968) und KRAUS UND PILLERI (1969) dagegen sehen in ihr einen differenzierten Schichtenaufbau. Da heute die Cetaceen auf Grund ihres spezifischen Verhaltens (Art der Orientierung im Raum durch Echolotung und Art der intraspezifischen Kommunikation mittels hochdifferenzierter Laute etc.) immer mehr das Interesse der Forscher finden, erschienen uns weitere Untersuchungen des Gehirns, insbesondere des Cortex wichtig.

---

[1] Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds. Gesuch Nr. 5120. 3/68.

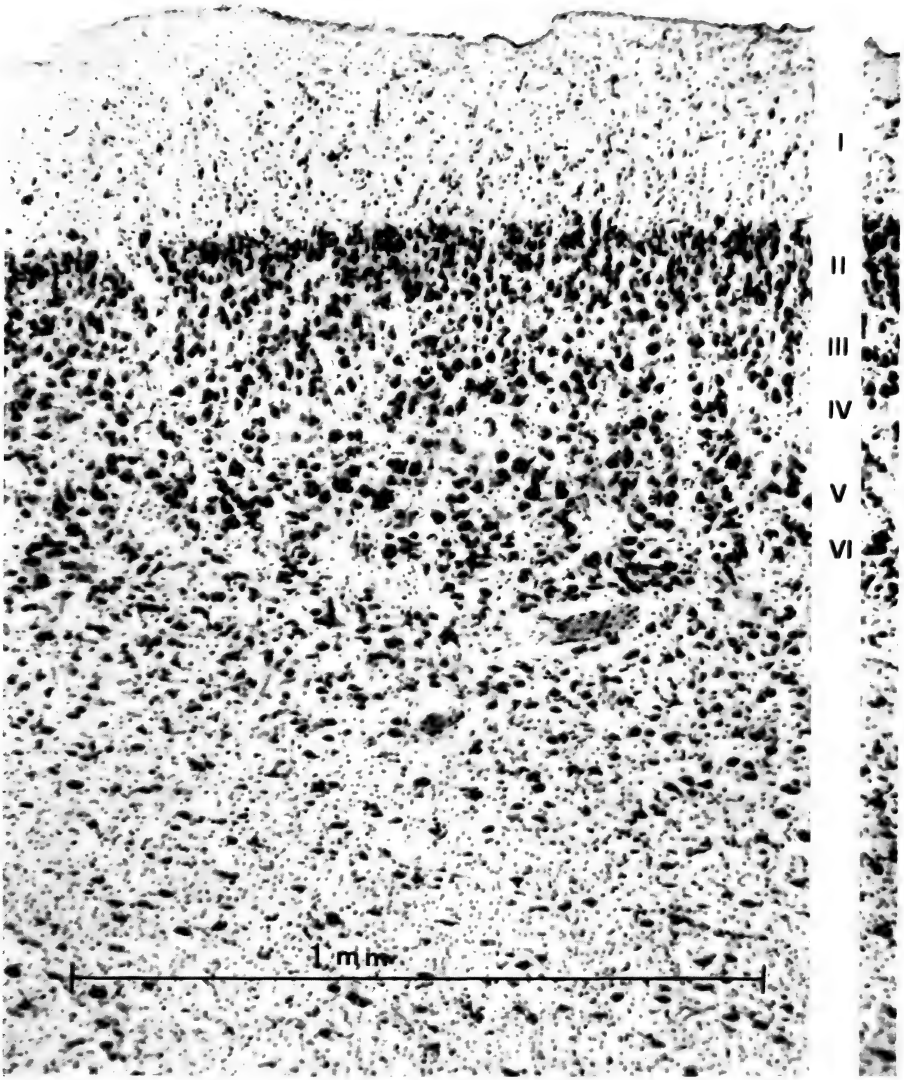


Abb. 1.

Frontalschnitt durch den Cortex von *Globicephala melaena*.
Thionin Färbung.

Material und Methodik

Die Gehirne wurden in Formalin fixiert und in Celloidin eingebettet. Zum Vergleich wurden noch menschliche Hirnschnitte hinzugezogen. Für cytoarchitektonische Untersuchungen wurde die Nisslfärbung angewendet. Für histologische Studien wurden die Schnitte nach Golgi-Bubenaite imprägniert und gezeichnet. An bestimmten Dendritenabschnitten wurde die Anzahl der synaptischen Spines bestimmt. Mit einem Integrationsokular wurden die Nervenzellen, die in der Ebene des Nucleolus geschnitten waren, gezählt. Die Zahl ergibt die sog. numerische Nervenzelldichte. Der objektive Zählfehler ist bei dieser Methode klein und erfordert keine Korrekturen. Zur Bestimmung der relativen Strukturvolumina wurde das integrative Punktauswertungsverfahren (Treffermethode) nach Haug (1953) und die Berechnung nach der Kegelformel $\frac{r^2 \cdot \pi \cdot h}{3}$ angewandt. Die Relation zwischen dem Gesamtvolumen der grauen Substanz und der Gesamtheit der Nervenzellen ergibt den Grauzellkoeffizienten. Nach v. Economo (1926) ist dieser Koeffizient ein Mass für die Organisationshöhe des Cortex. Das gewonnene Zahlenmaterial wurde statistisch ausgewertet.

Cytoarchitektonik und Histologie

In den meisten Rindengebieten des Cetaceengehirns lassen sich sechs Schichten nachweisen. Im allgemeinen kann folgende Einteilung gelten (Abb. 1):

I. Schicht: Molekularschicht. Sie ist sehr breit und hat eine durchschnittliche Dicke von 0,31 mm. Sie zeichnet sich aus durch einen hohen Gefäss- und Gliareichtum und eine sehr geringe Nervenzelldichte. Die spärlichen Nervenzellen sind im Gegensatz zu anderen Schichten nicht orientiert. Es lassen sich pyramidenförmige, multipolare, ovale und vereinzelt auch spindelförmige Zellelemente unterscheiden. Die Dendriten und Axone dieser Zellen sind kaum imprägniert. In der Molekularschicht enden die Apikaldendriten aus den tiefer gelegenen Schichten II-V.

II. Schicht: Diese Lamina ist mit 0,07 mm äusserst schmal. Die Neurone sind sehr dicht gelagert. Die pyramidenförmige Zellform herrscht vor. Die Nervenzellen weisen einen Apikaldendriten und 3-5 Basaldendriten auf. Einzelne Axone sind bis in die V. Schicht hinein zu verfolgen.

III. Schicht: Die Grenzen zu Schicht II und IV sind zuweilen unscharf. Die durchschnittliche Dicke dieser Schicht beträgt 0,18 mm. Die Zelldichte ist geringer als in der II. und grösser als in der IV. Schicht. Es lassen sich ähnliche Zellformen wie in den vorigen Schichten unterscheiden. Die Axone sind bis ins

Mark hinein zu verfolgen. In der III. Schicht splittern sich die Apikaldendriten der Nervenzellen aus der V. Schicht auf.

IV. Schicht: Von der III. zur IV. Schicht besteht manchmal ein fliessender Übergang. Wie Lamina III so ist auch diese Schicht nicht besonders deutlich ausgeprägt. Die Schichtdicke beträgt durchschnittlich 0,12 mm. Ähnliche Zellformen wie in Schicht III sind festzustellen. Neben den Pyramidenzellen kommen vereinzelt auch Körnerzellen vor. Die Apikaldendriten der Pyramidenzellen ziehen in die Laminae I, II und III. Einzelne Axone sind bis ins Mark nachweisbar. Die Neuriten einiger Sternzellen ziehen markwärts, andere wiederum gegen die Cortexoberfläche. Zum Teil bilden sie Kollaterale.

V. Schicht: Die grossen Pyramidenzellen sind für diese Schicht charakteristisch. Daneben gibt es auch kleinere pyramidenförmige Zellen und einige wenige Körnerzellen. Die durchschnittliche Schichtdicke beträgt 0,11 mm. Der Spitzendendrit der grossen Pyramidenzellen lässt sich oft bis in die I. Schicht verfolgen. Es gibt aber auch Zellen, deren Apikaldendrit nur in die IV. Schicht reicht und einige, die in der V. Schicht verbleiben. Einige Axone ziehen ins Mark, verzweigt oder unverzweigt. Andere Neurite verlaufen ebenfalls ventralwärts, reichen aber nicht bis ins Mark. Sie sind unverzweigt. Die Dendriten der Pyramidenzellen zeigen einen Spines-Besatz, der erst in einer gewissen Entfernung vom Zellkörper auftritt. Die Spines-freie Zone ist abhängig von der Perikaryongrösse. Der Spitzendendrit hat einen dichteren Spines-Besatz als die Basaldendriten. Der Spines-Besatz bei den Sternzellen ist äusserst spärlich oder fehlt meistens. Wie bei den Pyramidenzellen so nimmt auch bei den Sternzellen die Anzahl der Dendriten-Spines nach distal zu. In der V. Schicht gibt es viele Horizontal- und vereinzelte Diagonalfasern.

VI. Schicht: Die Zellen sind unregelmässig gelagert. Sie sind in der Hauptsache multiform. Vereinzelt kommen auch Sternzellen vor. Die durchschnittliche Schichtdicke beträgt 0,41 mm. Die Axone der pyramidenförmigen Nervenzellen verlaufen alle unverzweigt ins Mark. Der Spitzendendrit zieht bis in die V. Schicht. Die Neuriten der Sternzellen verlaufen horizontal, dorsal und ventral. Wie in Lamina V gibt es auch in dieser Schicht Horizontal- und vereinzelte Diagonalfasern.

Vergleichen wir die Nervenzelldichte der einzelnen Laminae bei Zahn- und Bartenwalen, so finden wir z.B. bei *Globicephala melaena* eine grössere Dichte als bei *Balaenoptera physalus*. Die Gesamtzelldichte der Grosshirnrinde beträgt beim Pilotwal 29 693 160 936 Zellen und beim Finnwal 15 146 426 708 Nervenzellen (Tab. 1).

Die Nervenzellzahl allein gibt ein falsches Bild von der Differenzierung des Cortex. Auch das Zellvolumen muss mitberücksichtigt werden. So hat *Globice-*

phala melaena im Vergleich zu *Balaenoptera physalus* annähernd die doppelte Anzahl von Nervenzellen, während die Zellvolumenprozente nahezu gleich sind. *Balaenoptera physalus* kompensiert nämlich die geringere Nervenzellzahl durch grössere Nervenzellen (Tab. 2).

TABELLE I

Numerische Nervenzelldichte des Cortex (Celloidinschnitt)

Art	Gesamte Nervenzellzahl
Homo (v. ECONOMO, 1925)	14 000 000 000
Globicephala melaena	29 693 160 936
Balaenoptera physalus	15 146 426 708

TABELLE II

Numerische Nervenzelldichte, Gesamtnervenzellvolumen, Grauzellkoeffizient und durchschnittliche Grösse der Neurone (μ^3) des Cortex

Art	Gesamtzahl der Neurone im Cortex	Nervenzell-volumen ./.		Grauzell-koeffizient		Neuron-grösse μ^3
		Treffer-methode	Kegel-formel	Treffer-methode	Kegel-formel	
Homo (V. ECONOMO 1925)	14 000 000 000	—	4.00	—	26	—
Homo (TOWER 1954)	—	4.00 *		—	—	—
Globicephala melaena	29 693 160 936	6.52	7.18	15.32	13.92	1097.6
Balaenoptera physalus	15 146 426 708	4.67	6.44	21.39	15.52	4915.1

* Nach X-ray Absorptionen.

DISKUSSION

Sowohl im cytoarchitektonischen als auch im histologischen Bild zeigt der Cortex der Cetaceen eine ausgeprägte Lamination. Diese entspricht der Schichtung des Neocortex der Säugetiere (Tab. 3 und 4). Im Gegensatz zu Landsäugern fehlt den Cetaceen eine ausgesprochene granuläre Schicht (PILLERI, KRAUS, GIHR 1968; KRAUS, PILLERI 1969). Auffallend breit ist bei den Cetaceen die I. Schicht. Über deren Bedeutung ist nichts bekannt. Sie umfasst etwa 25% der Gesamtrindendicke. Beim Menschen hingegen macht sie nur etwa 8% der Cortexdicke aus.

TABELLE III

Cytoarchitektonische Gliederung des Cortex cerebralis

Schicht	*Landsäuger* (BRODMANN, 1909)	*Globicephala melaena* (KRAUS UND PILLERI, 1969)
I	Molekularschicht (Lamina zonalis)	Molekularschicht
II	Äussere Körnerschicht (Lamina granularis ext.)	—
	—	Schicht der kleinen Pyramiden
III	Pyramidenzellenschicht (Lamina pyramidalis externa) Kleinere und grössere Pyramiden	Schicht der mittelgrossen Pyramiden
IV	Innere Körnerschicht (Lamina granularis int.)	—
	—	Schicht der mittelgrossen Pyramidenzellen mit vereinzelten Körnerzellen
V	Ganglionäre Schicht oder innere Pyramidenschicht (Lamina ganglionaris oder Lamina pyramidalis interna). Grösste Pyramidenzellen	Schicht der grossen Pyramiden
VI	Spindelzellenschicht (Lamina multiformis)	Polymorphe Schicht

Die dendritischen Spines der grossen Pyramidenzellen der V. Schicht sind deutlicher als bei den Sternzellen ausgeprägt. In der Nähe des Zellkörpers nimmt der Spines-Besatz bei beiden Zellformen ab. Nach ECCLES (1964) ist die Impulsausbreitung zum Zellkörper hin verlangsamt, was vielleicht im Zusammenhang mit der Disposition des synaptischen Apparates steht.

Sowohl NISSL (1898), v. ECONOMO (1925) als auch später v. BONIN (1937, 1938) glaubten, dass mit einer Grössenzunahme des Gehirns die Dichte der Neurone im Cortex abnimmt und höher organisierte Gehirne reicher an nervösem Grau seien. SHARIFF (1953) ist der Ansicht, dass eine Abnahme der Nervenzellen in der aufsteigenden Tierreihe mit der Entwicklung des interneuronalen Raumes, d.h. mit der Differenzierung der Kommunikationsysteme im Laufe der Phylogenese zusammenhängt. Eventuell zeige die Abnahme auch eine Korrelation zur Hirngrösse. SHARIFF (1953) und TOWER (1954) errechneten einen Regressionskoeffitienten, der beim ersteren — 0,28, beim letzteren — 0,32 beträgt. Unsere Cetaceenwerte lassen sich an keine dieser beiden Regressionsgeraden angleichen. Zwar nimmt die Nervenzellzahl mit steigendem Hirngewicht ab, jedoch nicht nach

TABELLE IV

Gliederung des Cortex cerebralis im Golgipräparat

Schicht	*Landsäuger* (CAJAL, 1910)	*Balaenoptera borealis* (KRAUS UND PILLERI, 1969)
I	Plexiforme Schicht *	Plexiforme Schicht
II	Schicht der kleinen Pyramiden	Schicht der kleinen Pyramiden
III	Schicht der mittelgrossen und grossen Pyramiden	Schicht der mittelgrossen Pyramiden
IV	Schicht der kleinen Pyramiden und der Sternzellen **	—
	—	Schicht der mittelgrossen Pyramiden mit vereinzelten Sternzellen
V	Schicht der grossen Pyramiden	Schicht der grossen Pyramiden
VI	Schicht der mittelgrossen und der triangulären Zellen	Polymorphe Schicht
VII	Schicht der fusiformen Zellen	

* Zellarme Schicht von MEYNERT oder Molekularschicht anderer Autoren.
** Granularschicht anderer Autoren.

einer allgemein gültigen Gesetzmässigkeit (KRAUS und PILLERI 1969). Der prozentuale volumenmässige Anteil der Nervenzellen bei den untersuchten Cetaceen betrug ca. 4—7 Prozent (Tab. 2). ECONOMO v. (1925) und TOWER (1954) geben für den Menschen 4% an. Der Grauzellkoeffizient (Tab. 2) betrug bei den Cetaceen 14—21, beim Menschen 26 nach v. ECONOMO. Das bedeutet, dass das Volumen der Intercellularsubstanz bei den Cetaceen 14—21 mal grösser ist als das der Nervenzellen.

Es darf wohl die Absicht vertreten werden, dass der Aufbau des Cortex bei den Cetaceen sehr differenziert ist und eine Organisationshöhe erreicht hat, die mit derjenigen höherer Primaten verglichen werden kann.

ZUSAMMENFASSUNG

Nach cytoarchitektonischen und histologischen Untersuchungen (Golgipraeparat) ist die Grosshirnrinde der Cetaceen als gut differenziert zu betrachten. Neben strukturellen Befunden werden in der Arbeit noch morphometrische Untersuchungen über die Cetaceenrinde mitgeteilt.

Résumé

D'après les études cytoarchitectoniques et histologiques (préparation de Golgi), il y a lieu de considérer le cortex cérébral des Cétacés comme bien différencié. Le présent travail fournit des constatations structurelles et fait part de recherches morphométriques sur le cortex des Cétacés.

Summary

According to the cyto-architectonic and the histology (Golgi method) of the cetacean hemispheres, the former may be considered as well differenciated. Besides certain discoveries as to structure this paper also includes morphometrical studies of cetacean cortex.

LITERATUR

Bianchi, V. 1905. *Il mantello cerebrale del Delfino (Delphinus delphis)*. Atti reale accad. sci. fis. e matem. 12: 1-18.

Bonin, G. v. 1937. *A first study of the size of the cells in the cerebral cortex*. J. comp. Neurol. 66: 103-111.

— 1938. *A study of cell size in cerebral cortex. II. motor area of man, cebus, cat*. J. comp. Neurol. 69: 381-390.

Brodmann, K. 1909. *Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde*. J. Barth.

Cajal, R. y. 1955. *Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés*. A. Maloine, Paris, 1910. Reimpress: Instituto Cajal, Madrid.

Eccles, J. C. 1964. *The physiology of synapses*. Springer, Berlin.

Economo, v. C. und G. N. Koskinas. 1925. *Die Cytoarchitektonik der Hirnrinde des erwachsenen Menschen*. Julius Springer, Wien-Berlin.

— 1926. *Ein Koeffizient für die Organisationshöhe der Grosshirnrinde*. Klin. Wochenschr. 14: 593-597.

Haug, H. 1953. *Der Grauzellkoeffizient des Stirnhirnes der Mammalia in einer phylogenetischen Betrachtung*. Acta anat. 19: 60-100, 153-190, 239-270.

Kraus, C. und G. Pilleri. 1969. *Quantitative Untersuchungen über die Grosshirnrinde der Cetaceen*. In: Investigations on Cetacea. Ed. G. Pilleri. Vol. I: 127-150.

— und G. Pilleri. 1969. *Zur Histologie der Grosshirnrinde von Balaenoptera borealis* Lesson *(Cetacea, Mysticeti)*. In: Investigations on Cetacea. Ed. G. Pilleri. Vol. I: 151-170.

— und G. Pilleri. 1969. *Zur Feinstruktur der grossen Pyramidenzellen in der V. Cortexschicht der Cetaceen. (Delphinis delphis und Balaenoptera borealis)*. Z. mikrosk.-anat. Forsch. 80: 89-99.

Major, H. C. 1879. *Observations on the structure of the brain of the white whale*. J. Anat. and Physiol. 13: 127-138.

Nissl, F. 1898. *Nervenzellen und graue Substanz*. Münch. med. Wochenschrift 45: 988-992, 1023-1029, 1060-1063.

PILLERI, G., C. KRAUS und M. GIHR. 1968. *The structure of the cerebral cortex of the Ganges dolphin Susu (Platanista) gangetica* Lebeck *1801*. Z. mikrosk.-anat. Forschg. 79: 373-388.

RIESE, W. 1925. *Formprobleme des Gehirns*. J. Psychol. Neurol. 31: 275-280.

SHARIFF, G. A. 1953. *Cell counts in the primate cerebral cortex*. J. comp. Neurol. 98: 381-400.

TOWER, D. B. 1954. *Structural and functional organization of mammalian cerebral cortex: the correlation of neurone density with brain size*. J. comp. Neurol. 101: 19-51.

ZVORYKIN, V. P. 1964. *Morphological substrate of ultrasonic and locational capacities in the dolphin*. Federat. Proceed. 23: 647-654.

N° 40. **Georg Pilleri** und **Margarete Gihr.** — Relatives Hirngewicht der *Cetacea*. [1] (Mit 4 Abbildungen und 1 Tabelle).

Hirnanatomisches Institut der Psychiatrischen Universitätsklinik, Bern.

Die *Cetacea* sind in der Hauptsache Meeressäuger. Nur wenige Arten haben sich auf ein Leben im Süsswasser spezialisiert. Systematisch wird die Ordnung der *Cetacea* in die drei phyletisch wahrscheinlich voneinander unabhängigen Subordnungen der Urwale *(Archaeoceti)*, der Bartenwale *(Mysticeti)* und der Zahnwale *(Odontoceti)* unterteilt.

Die Urwale waren Flachwasserbewohner, besassen teilweise eine delphinartige, teilweise schlangenförmige Gestalt. Ihre Grösse variierte zwischen 2—20 m. Ihre fossilen Überreste sind aus dem Eozän von Nordamerika, Ägypten, Neuseeland und Nigeria bekannt, aus einer erdgeschichtlichen Epoche, die rund 45 Millionen Jahre zurückliegt. Einige primitive Merkmale wie die noch relativ weit nach vorne gelegene Nasenöffnung und die noch kaum zu Flossen umgebildeten Vordergliedmassen, sowie das Vorhandensein eines Oberschenkelbeines und einer Gelenkhöhle am Becken weisen auf die Abstammung von Landtieren hin.

Die Bartenwale sind schon im mittleren Oligozän (vor etwa 27 Millonen Jahren) nachweisbar und sind auch heute noch durch mehrere Arten vertreten. Zu ihnen zählt der Blauwal, der grösste Wal und das grösste Säugetier überhaupt, der eine Körpergrösse von 30 m erreichen kann.

Die frühesten fossilen Reste der Zahnwale finden sich im Oberoligozän, also vor etwa 30 Millionen Jahren. Die recenten Odontoceten bilden eine artenreiche

[1] Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds. Gesuch Nr. 5120. 3/68.

Tiergruppe. Unter ihnen gibt es recht kleine Arten mit einer Körperlänge von weniger als 1,5 m, aber auch solche, die eine Länge von 18 m erreichen können.

Der äussere Bau des Gehirnes weist bei jeder Subordnung der *Cetacea* charakteristische Merkmale auf. Bei dem Gehirn der Urwale, wie es uns durch Endocranialausgüsse bekannt ist (DART 1923), sind die Grosshirnhemisphären, vor allem der Neocortexabschnitt, noch wenig entwickelt. Der Palaeocortex, die Bulbi und Pedunculi olfactorii sind dagegen mächtig ausgebildet. Der Nervus trigeminus ist dicker als der acusticus. Am Kleinhirn fallen vor allem die stark entwickelten Paraflocculi auf. Das Gehirn der *Mysticeti* ist morphologisch noch wenig untersucht worden. Ausser einigen Arbeiten der älteren Literatur (u.a. GULDBERG 1885, KÜKENTHAL und ZIEHEN 1893, WILSON 1933) liegen vor allem von PILLERI 1962, 1963, 1964, 1965, 1966 *a*, *b*, *c*, *d*, genauere Untersuchungen vor. Nach den Ausführungen dieses Autors ist das Gehirn der Bartenwale durch eine geringe Entfaltung im Endhirnabschnitt gekennzeichnet, wodurch ähnlich wie bei den *Archaeoceti* das Kleinhirn auffallend stark hervortritt (Abb. 1). Von dorsal gesehen, ist deshalb das Cerebellum zum grossen Teil sichtbar. Die Windungen der Grosshirnrinde sind im Vergleich zu den *Odontoceti* gröber und breiter. Eine vollständige Rotation des Temporallappens, wie sie bei den Zahnwalen zu beobachten ist, hat noch nicht stattgefunden. Bulbus und Tractus olfactorius sind bei den Bartenwalen noch vorhanden (Abb. 2 A).

Die artenreiche Gruppe der Zahnwale zeight im Hirnbau ein unterschiedliches Verhalten. So besitzt *Susu (Platanista) gangetica*, trotz vorzüglicher somatischer Anpassungen an ein Leben im trüben Gangeswasser, ein Gehirn, das in seiner äusseren Gestalt noch recht primitive Züge aufweist. Das Neopallium ist verhältnismässig wenig gefurcht. Nach unseren Untersuchungen zeichnet sich im Vergleich zu dem Gehirn anderer Zahnwale das Gehirn des Gangesdelphins aus durch mangelhafte Überdeckung des Cerebellum durch das Grosshirn (PILLERI 1966 *e*). Diese anophthalme Art ist ferner durch das Fehlen des Sehnerven charakterisiert. Bei *Inia geoffrensis*, dem Amazonasdelphin, ist das Gehirn mehr gedrungen, das Kleinhirn wird vom Grosshirn weitgehend überdeckt (Abb. 2 B), wie dies auch bei *Tursiops truncatus*, *Delphinus delphis* und anderen Odontoceten der Fall ist (PILLERI 1962, 1963). Das optische System von *Inia* ist noch ziemlich reduziert, das akustische hingegen wie bei anderen Denticeten stark entwickelt (PILLERI und GIHR 1968).

Bei den Denticeten ist das Überwiegen des transversalen Durchmessers für die meisten Arten charakteristisch. Bulbus und Tractus olfactorius fehlen ganz, lediglich das Tuberculum olfactorium ist noch deutlich ausgeprägt (Abb. 2 B). Der Neocortex ist mächtig entfaltet und zeigt, besonders bei den höheren Formen, eine sehr stark gefurchte Oberfläche mit engen Windungen. Die Temporalisation ist vor allem bei den *Delphinidae* und *Physeteridae* sehr weit fortgeschritten (Abb. 3).

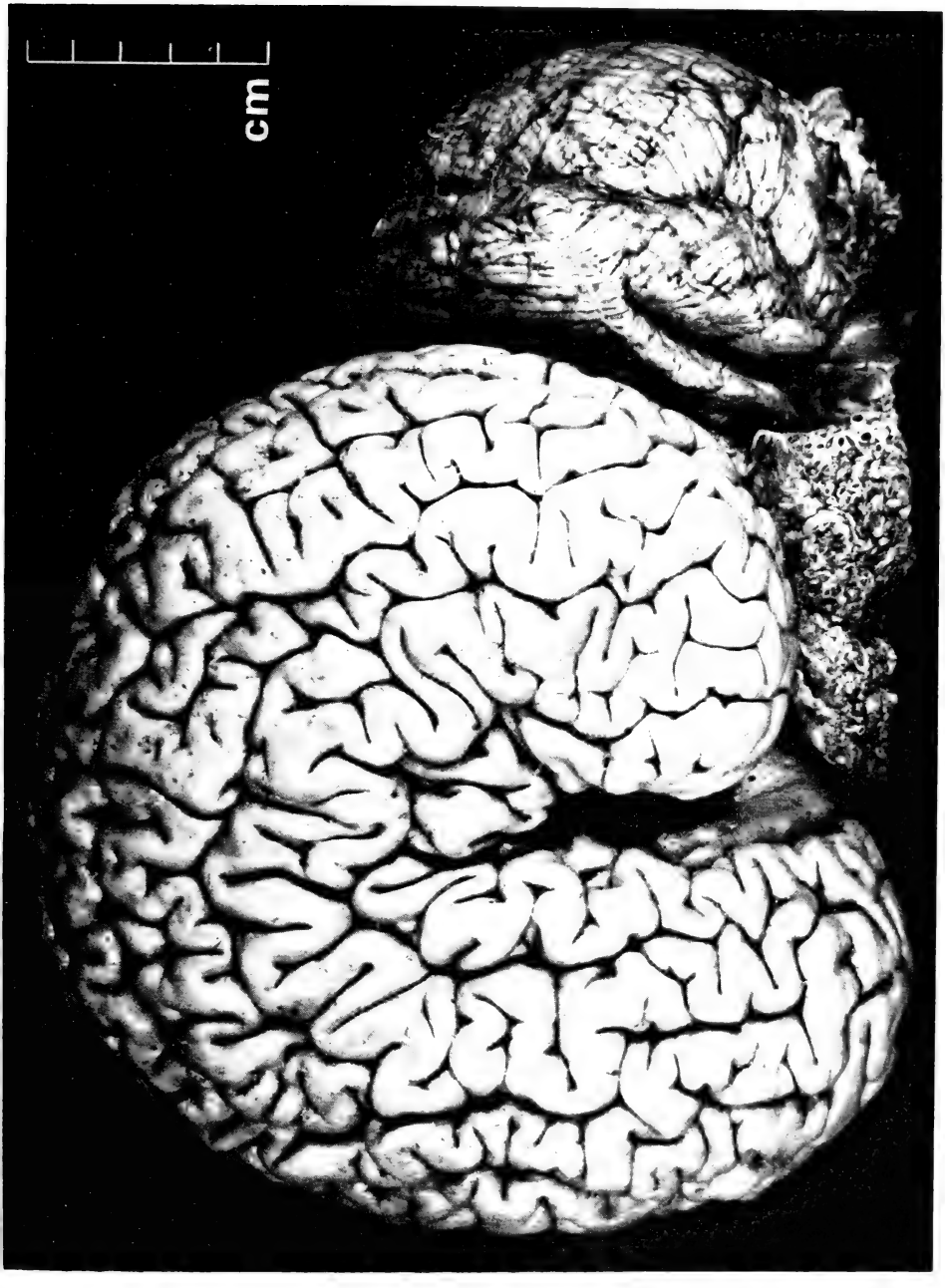


ABB. 1. *Megaptera novaeangliae* Borowski (*Mysticeti*, T 324 Sammlung PILLERI). Laterale Aufnahme des Gehirns.

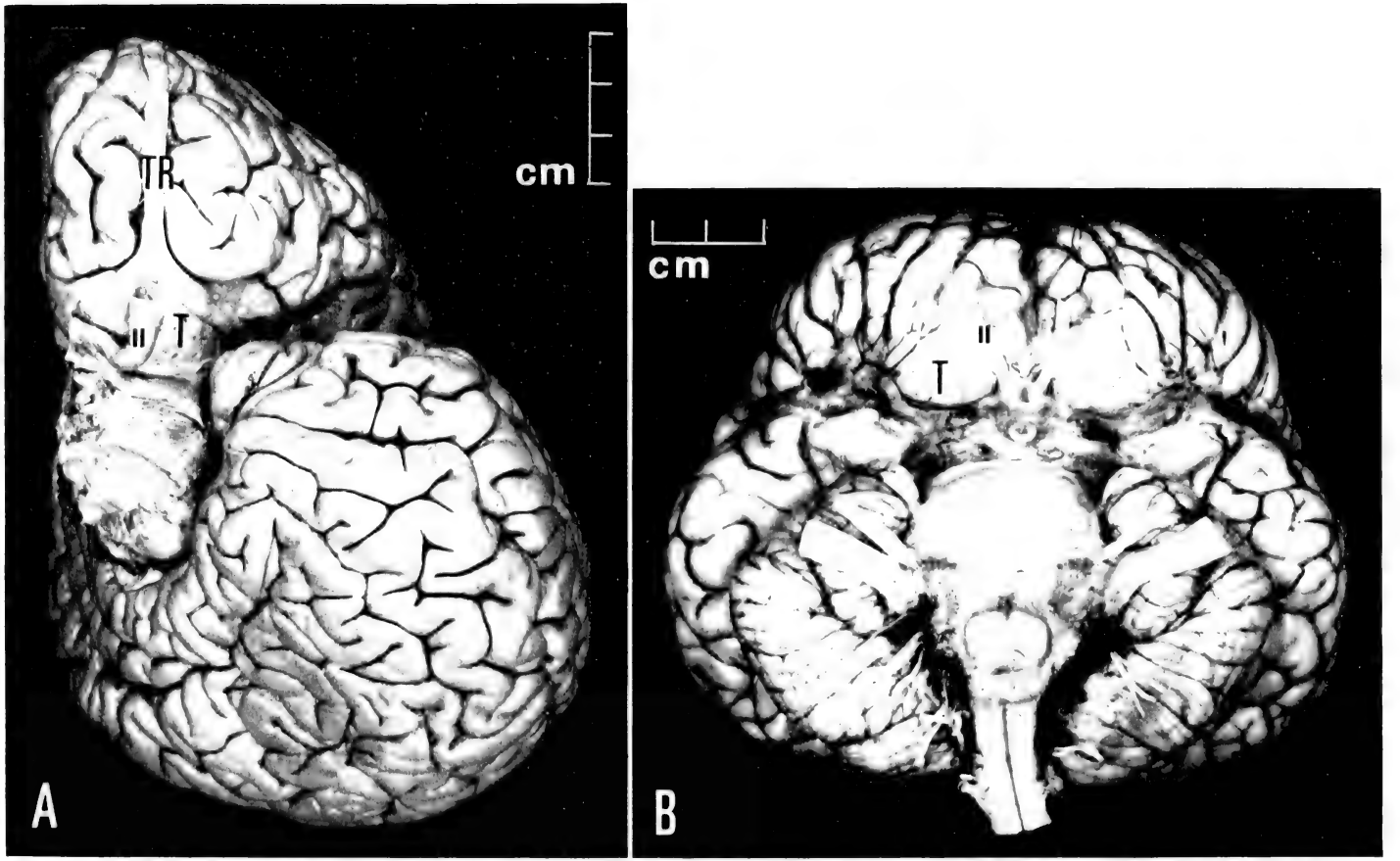


ABB. 2 A. *Balaenoptera physalus* L. (*Mysticeti*, T 341 Sammlung PILLERI) Gehirn von basal. T = Tuberculum olfactorium, TR = Tractus olfactorius, II = Nervus opticus.
2 B. *Inia geoffrensis de* Blainville (*Denticeti*, T 419 Sammlung PILLERI). Gehirn von basal. T = Tuberculum olfactorium, II = Nervus opticus.

Aus der Literatur liegen noch sehr wenige Untersuchungen vor über die Hirn-Körpergewichtsbeziehungen bei Cetaceen. Wie oben gezeigt wurde, kann die Körpergrösse und somit auch die Hirngrösse der einzelnen Arten einer Subordnung erheblich schwanken. Der Einfluss der Körpergrösse lässt sich durch

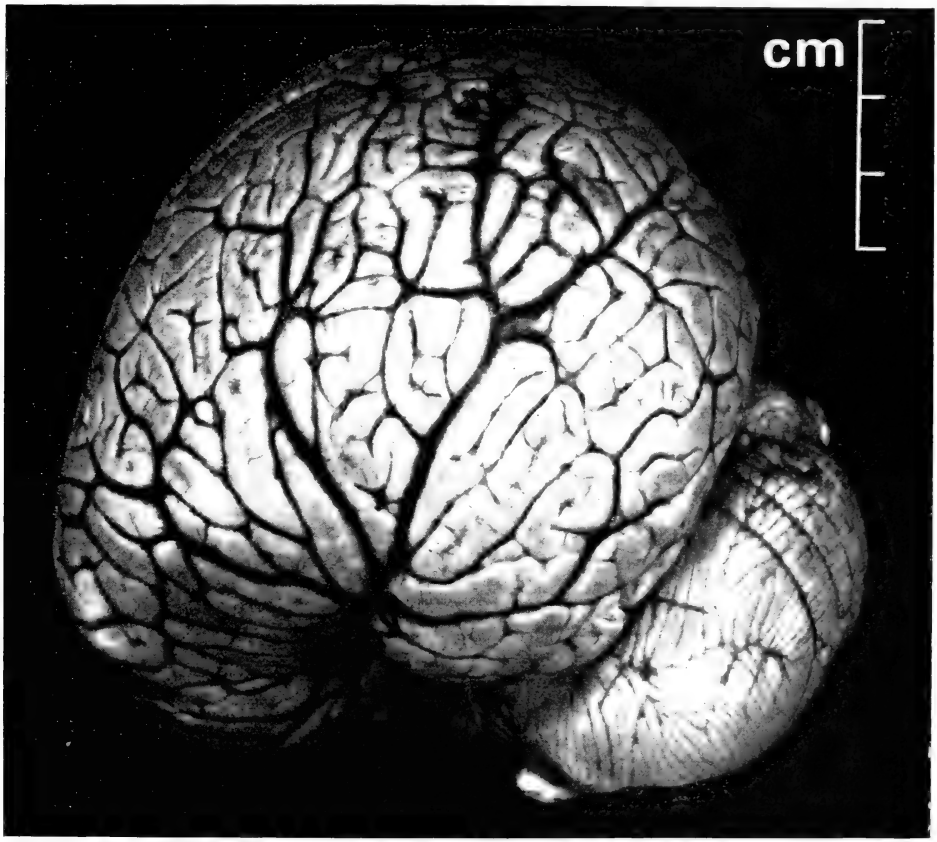


ABB. 3.

Delphinus delphis L. (*Denticeti*, T 375 Sammlung PILLERI).
Laterale Aufnahme des Gehirns.

die auf SNELL (1891) und DUBOIS (1898) zurückgehende allometrische Methode eliminieren. In der allometrischen Formel $y = bx^a$ ist das Hirngewicht oder Hirnvolumen (y) proportional dem Körpergewicht (x) potenziert mit einem Exponenten *a*. Im doppelt-logarithmischen System wird die durch diese Formel gekennzeichnete Parabel zur Geraden, deren Anstieg durch den Tangens des Exponenten a gegeben ist. Die Lage der Geraden im Koordinatensystem und

TABELLE 1

Log Hirngewicht in Abhängigkeit von Log Körpergewicht bei Odontoceten und Mysticeten.

Species ♂ und ♀	Organ	Arithmetisches Mittel Körpergewicht kg $\bar{x}$	log $\bar{x}$	Arithmetisches Mittel Organgewicht g $\bar{y}$	log $\bar{y}$	Regressionskoeffizient intraspezifisch b	Nullpunktsordinate a	Streuung der Einzelwerte um d. Regressionsgerade s_y	Streuung des Regressionskoeffizienten s_b	Signifikanztest $t_b = b : s_b$	P 5%	N
ODONTOCETI												
Inia geoffrensis	Gehirn	39,34	1,5948	545,3	2,7366	0,3191	2,2275	0,0322	0,0982	3,2492	signifikant	4
Phocaena phocaena . .		27,80	1,4440	457,7	2,6606	0,5691	1,8386	0,1019	0,0871	6,5290	signifikant	5
Stenella styx und *Delphinus delphis* . . .		51,29	1,7100	776,2	2,8900	0,3174	Varianzanalyse, RIEDWYL (vgl. GIHR und PILLERI 1969 *b*)				signifikant	29
Phocoenoides truei . .		77,6	1,8899	868,6	2,9388	0,7277	1,5633	0,0378	0,2233	3,2580	signifikant	7
Phocoenoides dalli .		91,16		820,1								
Tursiops truncatus . . .		116,2	2,0650	1 476	3,1690	0,3174	Varianzanalyse, RIEDWYL (vgl. GIHR und PILLERI 1969 *b*)				signifikant	8
Lagenorhynchus acutus, albirostris u. obliquidens		88,86		1 143								
Delphinapterus leucas .		436,13		2 295,75								
Globicephala melaena .		1 061		2 673								
Physeter macrocephalus		31 150	4,4934	7 655	3,8839	0,1115	3,3828	0,0460	0,0349	3,1923	signifikant	18
MYSTICETI												
Eschrichtius glaucus . .		8 253		4 305								
Megaptera novaeangliae		39 311		6 439								
Balaenoptera physalus .		31 810	4,5026	7 085	3,8503	0,1498	3,1756	0,0346	0,0711	2,1065	signifikant	14
						interspezifisch b						
ODONTOCETI												
Inia geoffrensis		59,87	1,7772	767,0	2,8848	0,7007	1,6394	0,0714	0,1356	5,1656	signifikant	6 (Mittelwerte)
Phocaena phocaena . .												
Delphinus delphis und *Stenella styx*												
Tursiops truncatus . . .												
Phocoenoides truei . .												
Phocoenoides dalli . . .												

damit der Cerebralisationsgrad des Gehirns wird durch den Faktor b ausgedrückt. Er gibt den Schnittpunkt der Geraden mit der Ordinate bei $x = 0$ an.

Mit Hilfe dieser Methode konnten nun die Hirn-Körpergewichtsbeziehungen an einem umfangreichen Cetaceenmaterial untersucht werden. Es wurden 133 Wertepaare von Adulttieren ausgewertet. 53 Wertepaare sind der Sammlung PILLERI, die übrigen der Literatur entnommen. (Ausführliche Angaben der betreffenden Körper- und Hirngewichte siehe GIHR und PILLERI 1969 *a* und *b*.) Die Berechnung der Allometriegeraden erfolgte nach dem Rechenschema von RIEDWYL (1966). Die Allometriegleichung $y = bx^a$ wird im Rechenschema zu $Y = ax^b$; die Symbole für die Nullpunktsordinate und für den Relationsexponenten wurden vertauscht.

Abb. 4 gibt einen Überblick über die Verteilung der Wertepaare im doppeltlogarithmischen Koordinatensystem. Für 6 Arten der *Odontoceti* und eine Art der *Mysticeti* liess sich eine Signifikanz für den Regressionskoeffizienten ermitteln. Für diese betreffenden Arten sind der Übersicht halber lediglich die Mittelwerte eingetragen. Nur für die Arten, für die keine Signifikanz des Regressionskoeffizienten nachweisbar war, wurden die Einzelwerte angegeben.

Der Relationsexponent b ist von Art zu Art verschieden (Tab. 1). Die einzelnen Regressionsgeraden verlaufen demnach nicht parallel zueinander sondern je nachdem steiler oder flacher. Die höchsten Anstiegsexponenten finden sich bei *Phocoenoides truei* (0,7277) und *Phocaena phocaena* (0,5691), also Zahnwale mit geringerem Körpergewicht; die niedersten Exponenten ergeben sich für die grossen Zahn- und Bartenwale *Physeter macrocephalus* (0,1115) und *Balaenoptera physalus* (0,1498). Eine gemeinsame Regressionsgerade errechnete sich für *Stenella* und *Delphinus* mit einem Exponenten von 0,3174. Für die Allometriegerade von *Tursiops truncatus* gilt derselbe Exponent wie für *Delphinus* und *Stenella*.

Aus Abb. 4 ist ersichtlich, dass sich nicht nur der Anstieg der Allometriegeraden sondern auch deren Lage im Koordinatensystem mit Ausnahme derjenigen von *Delphinus* und *Stenella* bei den einzelnen Odontocetenarten ändert. Von den untersuchten Arten nimmt *Susu gangetica* die tiefste Lage ein. Die Geraden von *Phocaena phocaena* und *Inia geoffrensis* liegen in geringem Abstand über dem Einzelwert von *Susu*. Eine gleichschwere *Phocaena* oder *Inia* besitzt demnach ein höheres relatives Hirngewicht als *Susu gangetica*. Über diesen Arten verläuft die gemeinsame Regressionsgerade von *Delphinus* und *Stenella*. Sie wird von der sehr steil ansteigenden Allometriegeraden von *Phocoenoides truei* durchkreuzt.

Diese Cetaceenarten sind gegenüber gleichschweren Vertretern von *Phocaena phocaena* oder *Inia geoffrensis* höher cephalisiert. Die Einzelwerte von *Phocoenoides dalli* liegen unterhalb der Geraden von *Phocoenoides truei*, sodass *Phocoenoides dalli* vermutlich niedriger cephalisiert sein dürfte als *truei*. *Tursiops truncatus* besitzt unter den bisher untersuchten Odontoceten das höchste relative Hirngewicht. Die

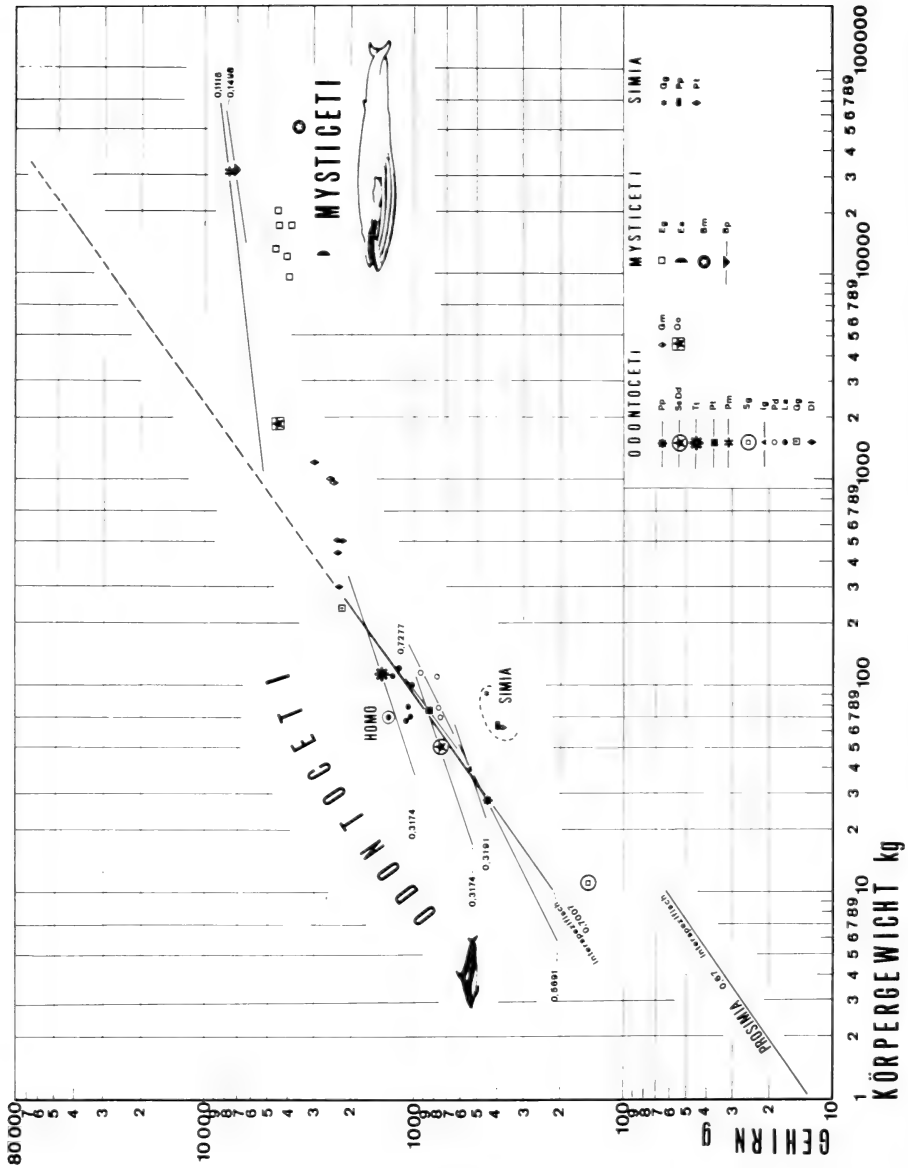


ABB. 4.

Log Hirngewicht (g) in Abhängigkeit von Log Körpergewicht (kg) bei Denticeten und Mysticeten.

Odontoceti: Dd = *Delphinus delphis*, Dl = *Delphinapterus leucas*, Gg = *Grampus griseus*, Gm = *Globicephala melaena*, Ig = *Inia geoffrensis*, La = *Lagenorhynchus*, Oo = *Orcinus orca*, Pd = *Phocoenoides dalli*, Pm = *Physeter macrocephalus*, Pp = *Phocaena phocaena*, Pt = *Phocoenoides truei*, Sg = *Susu gangetica*, Ss = *Stenella styx*, Tt = *Tursiops truncatus*.

Mysticeti: Bm = *Balaenoptera musculus*, Bp = *Balaenoptera physalus*, Ea = *Eubalaena australis*, Eg = *Eschrichtius glaucus*.

Simia: Gg = *Gorilla gorilla*, Pp = *Pongo pygmaeus*, Pt = *Pan troglodytes*.

Allometriegerade dieser Cetaceenart liegt über derjenigen von *Delphinus* und *Stenella* und verläuft parallel zu ihr. Die Prüfung des Lageunterschiedes dieser beiden Geraden ergibt eine Signifikanz (GIHR und PILLERI 1969 *b*). Bei Arten, die grösser sind als *Tursiops*, setzt bereits wieder eine Abnahme des relativen Hirngewichtes ein. Dies kommt auch deutlich durch die Verteilung der Mittelwerte der einzelnen Odontocetenarten zum Ausdruck. Sie liegen nicht, wie zu erwarten war, auf einer Geraden sondern auf einer Parabel. Für die kleineren Odontoceten (*Phocaena phocaena — Tursiops truncatus)* lässt sich die Parabel durch eine Gerade ersetzen. Aus den Mittelwerten der verschiedenen Cetaceenarten errechnet sich ein signifikanter Regressionskoeffizient von 0,7007 und ergibt eine Gerade, die unter einem Winkel von 35° ansteigt.

Bezogen auf diese interspezifische Regressionsgerade hat *Susu* ein zu geringes relatives Hirngewicht. Bei einem Körpergewicht von 11 kg müsste es etwa um das 1½ fache grösser sein. Würden für die grösseren Odontoceten dieselben Verhältnisse gelten wie für die kleineren Arten, so müssten sie entsprechend ihres Körpergewichtes ebenfalls ein viel höheres relatives Hirngewicht besitzen. Auf die verlängerte interspezifische Regressionsgerade bezogen, müsste *Globicephala melaena* und *Orcinus orca* bei demselben Körpergewicht ein etwa doppelt so grosses, *Physeter macrocephalus* hingegen ein etwa siebenmal grösseres relatives Hirngewicht aufweisen. So verglichen hätte der Pottwal bei einem mittleren Körpergewicht von 30 000 kg das geringste relative Hirngewicht unter den untersuchten Odontoceten. Kleine Cetaceen wie *Phocaena*, *Delphinus*, *Stenella* und *Tursiops* zeichnen sich durch ein höheres relatives Hirngewicht aus als gleichschwere *Simia*.

Von den fünf untersuchten Mysticetenarten liess sich nur für *Balaenoptera physalus* ein signifikanter Regressionskoeffizient ermitteln. Der Finnwal ist die cephalisierteste Art unter den untersuchten Bartenwalen und erreicht nahezu das relative Hirngewicht gleichschwerer Vertreter von *Physalus macrocephalus*. *Eubalaena australis* und *Balaenoptera musculus* sind niedriger cephalisiert als *Eschrichtius glaucus*, *Megaptera novaeangliae* und *Balaenoptera physalus*. Allgemein gesehen, sind die Bartenwale geringer cephalisiert als die Zahnwale und erreichen mit *Eubalaena australis* ihre tiefste Stufe.

DISKUSSION

In vorliegender Arbeit wurde die Abhängigkeit des Hirngewichtes vom Körpergewicht bei Cetaceen untersucht und die Relationsexponenten der verschiedenen Arten bestimmt. Es stellte sich heraus, dass der Exponent, der das Verhältnis der relativen Zunahme des Hirngewichtes zur relativen Zunahme des Körpergewichtes ausdrückt, innerhalb der Odontoceten zwischen 0,72 und 0,11 variiert. Der von QUIRING (1943) sowohl für Mysticeten als auch für Odonto-

ceten gemeinsam aufgestellte Regressionskoeffizient ist nach unseren Untersuchungen nur für *Phocaena phocaena* zutreffend. Wir konnten für die Cetaceen — vor allem für die Zahnwale — eine Abnahme des Hirngewichtes mit steigendem Körpergewicht bestätigen. COUNT (1947) hat eine ähnliche Gesetzmässigkeit für viele Landsäuger nachgewiesen. STEPHAN (1959) vermutete gleichfalls eine Grössenabhängigkeit des Relationsexponenten, das heisst ein Kleinerwerden desselben mit zunehmender Körpergrösse.

Bei den Cetaceen kommt es zu einer asymptotischen Annäherung an eine Endgrösse des Gehirns, die vermutlich bei 12 000 g liegen dürfte. Dieses Gewicht wäre zugleich auch das höchste absolute Hirngewicht, das je von Säugern erreicht worden wäre. Unter den recenten Cetaceen besitzt der Pottwal, *Physeter macrocephalus*, mit 10 000 g das schwerste absolute Hirngewicht. Da für die Wassersäugetiere ähnliche Gesetzmässigkeiten festgestellt wurden, wie sie auch für Landsäuger gelten, ist anzunehmen, dass die Wasseradaptation keinen Einfluss auf die Hirn-Körpergewichtsbeziehung ausgeübt hat. Welche Faktoren jedoch die allmähliche Abnahme des Hirngewichtes bei steigendem Körpergewicht bedingen, ist im einzelnen nicht bekannt.

Unseren Untersuchungen ist zu entnehmen, dass die kleineren Odontoceten mit einem mittleren Körpergewicht von 20-120 kg die cephalisiertesten unter den Odontoceten sind. Unter diesen kleinen Arten ist *Tursiops truncatus* die cephalisierteste und erreicht nahezu die Cerebralisationsstufe des Menschen. LILLY (1964) und RIDGWAY et al. (1966) kamen auf anderem Wege zu ähnlichen Befunden. Nach den Untersuchungen von PILLERI (1962) würde *Tursiops truncatus* und *Physeter macrocephalus* hinsichtlich des Hypophysen-Grosshirnlängenindex sogar die Stufe des Menschen übertreffen.

Auf Grund der Lage der interspezifischen Regressionsgeraden sind die kleineren Odontoceten zwischen *Homo* und den *Simia* einzureihen. Auch RIDGWAY et al. kamen hinsichtlich des Intelligenzquotienten (Gehirn/Rückenmark) der kleinen Delphiniden zu einer ähnlichen Rangordnung. Sie stuften diese Arten zwischen Mensch und niederen Primaten ein.

Nach der allometrischen Methode sind die Bartenwale im allgemeinen niedriger cephalisiert als die Zahnwale. MANGOLD-WIRZ (1966) kam auf Grund der Bestimmung des Totalhirnindex zu der Auffassung, dass die Mysticeten auf derselben Stufe stehen wie die *Simia*.

ZUSAMMENFASSUNG

Mit der allometrischen Methode wurden die Hirn-Körpergewichtsbeziehungen bei den Cetaceen untersucht. Der Relationsexponent *b* ist für jede Art spezifisch und variiert zwischen 0.11 und 0.72. Im doppelt-logarithmischen

Koordinatensystem liegen die Mittelwerte der einzelnen Arten nicht auf einer Geraden, sondern auf einer Parabel. Es besteht demnach interspezifisch keine lineare Hirn-Körpergewichtsbeziehung. Mit zunehmendem Körpergewicht nimmt das relative Hirngewicht der Cetaceen ab und nähert sich asymptotisch einer Endgrösse, die etwa bei 12 000 g liegen dürfte. Die kleineren bisher untersuchten Odontoceten, mit einem Körpergewicht von 20—120 kg, sind die cephalisiertesten Arten und lassen sich zwischen *Homo* und den *Simia* einreihen. *Tursiops truncatus* erreicht nahezu die Cerebralisationsstufe des Menschen. Die Mysticeten sind geringer cephalisiert als die Odontoceten.

Résumé

Le rapport entre les poids du cerveau et du corps sont étudiés chez les Cétacés par la méthode allométrique. L'exposant de relation *b* est spécifique de chaque espèce et varie entre 0,11 et 0,72. Dans un système de coordonnées logarythmiques, les moyennes de chaque espèce ne se situent pas sur une droite mais sur une parabole. D'après ceci il n'existe pas de corrélation linéaire cerveau-corps interspécifique. Avec l'augmentation de poids du corps, le poids relatif du cerveau diminue et tend asymptotiquement vers une valeur limite qui doit être proche de 12 000 g. Les plus petits Odontocètes qui ont été étudiés jusqu'à présent, d'un poids de 20 à 120 kg, sont les espèces qui ont le plus grand degré de céphalisation et qu'on pourrait situer entre l'Homme et les Simiens. *Tursiops truncatus* atteint presque le degré de cérébralisation de l'Homme. Les Mysticètes sont moins céphalisés que les Odontocètes.

Summary

Using allometrical methods, the relationship of weight of brain to body-weight in cetaceans is studied. The regression coefficient *b* is specific for each species and varies between 0.11 and 0.72. In double logarithmic coordinates, the averages of the individual species are not on a straight line but on a parabolic curve. Interspecifically there does not exist any relationship between brain- and body-weight. As body weight increases, the relative weight of the brain decreases and approaches asymtotically a final weight around 12,000 g. The smaller of the Odontocetes so far studied weigh about 20-120 kg, and are the most highly cephalised species which may be placed between man and the apes. *Tursiops truncatus* almost reaches the cephalisation level of man. Mysticetes are less cephalised than Odontocetes.

LITERATUR

COUNT, E. W. 1947. *Brain and body weight in man. Their antecedents in growth and evolution.* Ann. N. Y. Acad. Sci. 46: 993-1122.

DART, R. A. 1923. *The brain of the Zeuglodontidae (Cetacea).* Proc. zool. Soc. Lond., p. 615.

DUBOIS, E. 1897. *Über die Abhängigkeit des Hirngewichtes von der Körpergrösse bei den Säugetieren.* Arch. Anthrop. 25: 1-28.

GIHR, M. und G. PILLERI. 1969*a*. *Hirn-Körpergewichtsbeziehungen bei Cetaceen.* In: Investigations on Cetacea. Ed. G. PILLERI, Vol. I, 109-126.

— und G. PILLERI. 1969*b*. *On the anatomy and biometry of Stenella styx* Gray *and Delphinus delphis* L. *(Cetacea, Delphinidae) of the Western Mediterranean.* In: Investigations on Cetacea. Ed. G. PILLERI, Vol. I, 15-65.

GULDBERG, G. A. 1885. *Über das Centralnervensystem der Bartenwale.* Videnskabsselskabs forhandl. Christiania, pp. 1-154.

KÜKENTHAL, W. und T. ZIEHEN. 1893. *Über das Zentralnervensystem der Cetaceen.* Denkschr. Med. Naturw. Gesellsch. Jena 3: 80-198.

LILLY, J. C. 1964. *Animals in aquatic environments: adaptation of mammals to the ocean.* Handbook of Physiology, Amer. Physiol. Soc. Washington, pp. 741-747.

MANGOLD-WIRZ, K. 1966. *Cerebralisation und Ontogenesemodus bei Eutherien.* Acta anat. 63: 449-508.

PILLERI, G. 1962. *Die zentralnervöse Rangordnung der Cetacea (Mammalia).* Acta anat. 51: 241-258.

— 1963. *Zur vergleichenden Morphologie und Rangordnung des Gehirnes des Weisswals, Delphinapterus (Beluga) leucas* Pallas *(Cetacea, Odontoceti, Delphinapteridae).* Rev. Suisse Zool. 70: 569-586.

— 1963-1965. *Morphologie des Gehirnes des Blauwals.* Jb. Naturhist. Mus. Bern, pp. 187-203.

— 1964. *Morphologie des Gehirnes des Southern Right Whale, Eubalaena australis* Desmoulins 1822 *(Cetacea, Mysticeti, Balaenidae).* Acta zool. Stockholm 46: 245-272.

— 1965. *The brain of the Southern Sei Whale* (*Balaenoptera borealis* Lesson). Experientia 21: 703-707.

— 1966*a*. *Morphologie des Gehirnes des Seiwals, Balaenoptera borealis* Lesson *(Cetacea, Mysticeti, Balaenopteridae).* J. Hirnforsch. 8: 221-267.

— 1966*b*. *Die zentralnervöse Rangstufe des Blauwals* (*Sibbaldus musculus* Linnaeus). Experientia 22: 1-6.

— 1966*c*. *Morphologie des Gehirnes des Buckelwals, Megaptera novaeangliae* Borowski *(Cetacea, Mysticeti, Balaenopteridae).* J. Hirnforsch. 8: 437-491.

— 1966*d*. *Zum Hirnbau und Verhalten des Buckelwals, Megaptera novaeangliae* Borowski *(Cetacea, Mysticeti, Balaenopteridae).* Acta anat. 64: 256-262.

— 1966*e*. *Über die Anatomie des Gehirnes des Gangesdelphins, Platanista gangetica.* Rev. Suisse Zool. 73: 113-118.

— und M. GIHR. 1968. *On the brain of the Amazon Dolphin, Inia geoffrensis* de Blainville 1817 *(Cetacea, Susuidae).* Experientia 24: 932-934.

QUIRING, D. P. 1943. *Weight data on five whales,* J. Mammal. 24: 39-45.

RIDGWAY, S. H., H. J. FLANIGAN and J. G. MCCORNICK. 1966. *Brain-spinal cord ratios in porpoises : possible correlations with intelligence and ecology.* Psychon. Sci. 6: 491-492.

RIEDWYL, H. Persönliche Mitteilung. Institut für Angewandte Statistik, Bern (Schweiz).

SNELL, O. 1892. *Abhängigkeit des Hirngewichtes von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten.* Arch. Psychiat. Berlin 23: 436-446.

STEPHAN, H. 1959. *Vergleichend anatomische Untersuchungen an Insektivorengehirnen. III. Hirn-Körpergewichtsbeziehungen.* Morph. Jb. Leipzig 99: 853-880.

WILSON, R. B. 1933. *The anatomy of the brain of the whale (Balaenoptera sulfurea).* J. comp. Neurol. 58: 419-480.

N° 41. **F. Rich** und **P. Tardent,** Zürich. — Untersuchungen zur Nematocyten-Differenzierung bei *Hydra attenuata* Pall. [1]

(Mit 5 Abbildungen)

1. EINLEITUNG

Die strukturell und funktionell hoch spezialisierten Nematocyten der Coelenterata haben Stoff für eine fast unüberblickbare Menge von deskriptiven und experimentellen Arbeiten geliefert (für zusammenfassende Arbeiten siehe WEILL 1934, WERNER 1965, PICKEN & SKAER 1966, LENTZ 1966), aber entwicklungsphysiologisch sind die sich anbietenden Möglichkeiten nur in ungenügender Weise ausgeschöpft worden.

Bei Vertretern der Gattung *Hydra* erfolgt die Differenzierung der Nematocyten im Ektoderm des ganzen Rumpfbereichs. Der Differenzierung der Nesselkapseln (SLAUTTERBACK & FAWCETT, 1959) gehen synchrone, differentielle Teilungen (LEHN, 1951) je einer interstitiellen Zelle voraus (Abb. 1). Bis zur morphologischen Ausdifferenzierung der Nematocysten bleiben die Teilungsprodukte in engstem Kontakt und bilden zwischen den Epithelmuskelzellen kleine oder grössere Gruppen. Sobald die strukturelle Differenzierung der Kapseln abgeschlossen ist, lösen sich diese Gruppen auf, und die Zellen wandern einzeln amoeboid zwischen den Epithelzellen des Ektoderms in Richtung Tentakel (TARDENT & MORGENTHALER, 1966), wo sie auf einem noch unbekannten Weg in deren Epithelzellen eindringen (Abb. 1).

LEHN (1951) hatte die differentiellen [2] Teilungen der I-Zellen und die Differenzierung der Nematocyten histologisch und unter Anwendung quantitativer Krite-

[1] Diese Arbeit wurde mit der Unterstützung des „Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Gesuch Nr. 3991) " durchgeführt.

[2] Der Terminus „differentielle Teilungen" wird hier im erweiterten Sinne für Mitosen angewendet, die der Differenzierung unmittelbar vorangehen.

rien untersucht. Er fand, dass die Zahl der in jeder Nematoblastengruppe vertretenen Zellen stets in der Nähe einer Potenz von 2 liegen, was als Manifestation der vorangegangenen synchronen Teilungen zu deuten ist. Die Rekonstruktion der Zellgruppen auf histologischen Schnitten birgt jedoch Fehlermöglichkeiten, die weitgehend ausgeschaltet werden können, wenn die Auszählungen an Totalpräpa-

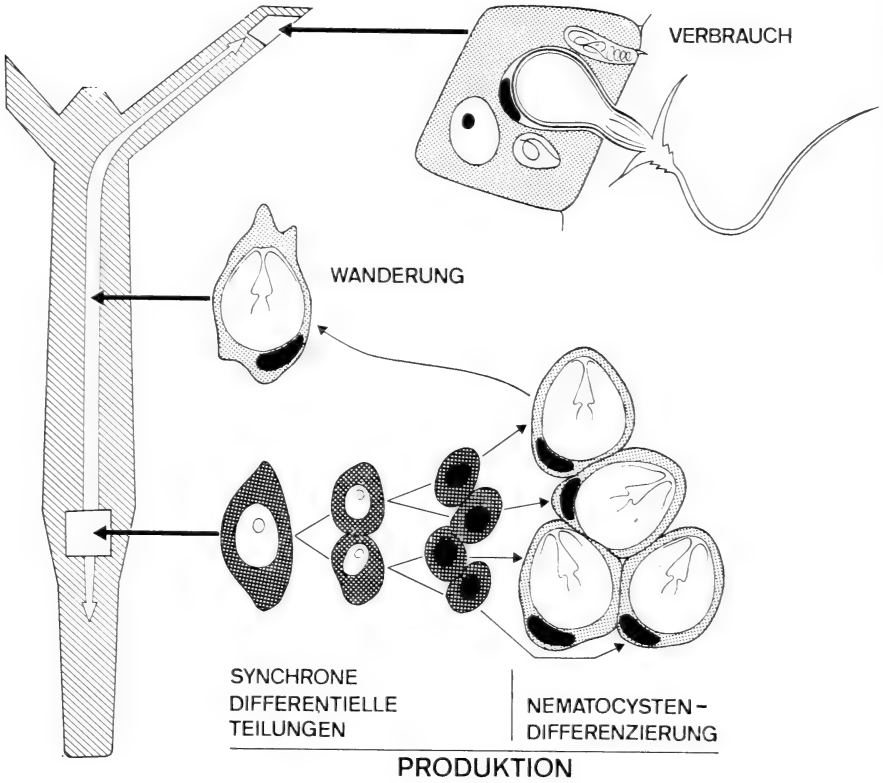


Abb. 1.

Schematische Darstellung der Produktion und des Verbrauchs von Nematocyten (Stenothelen) bei Hydra.

raten des Ektoderms (Tardent 1954) durchgeführt werden. Unter Anwendung dieser Methode befasst sich die vorliegende Arbeit deshalb erneut mit den Fragen, ob die Zahl der in einer Nematoblastengruppe vereinigten Zellen stets einer Potenz von 2 entspricht und ob die Zahl der differentiellen Teilungen einen determinierenden Einfluss auf die Differenzierung der Nematocyten ausübt, d. h. ob ein causaler Zusammenhang zwischen der Qualität des Differenzierungsprodukts einerseits und der Zahl der vorangegangenen Teilungen andererseits besteht.

2. Material und Methode

Für die Untersuchungen wurden Polypen (Tardent 1966) von *Hydra attenuata* Pall. aus den männlichen Klonen 6 und 7 ausgewählt. Die Totalpräparate des Rumpfektoderms von 36 Individuen wurden wie folgt hergestellt: Nach Amputation des Tentakelrings inkl. Hypostom wurde das verbleibende Rumpfstück auf einem Objektträger mit einem Alkohol-Essigsäuregemisch (2 ml 70% Alkohol und 2 ml 5% Eisessig + 15 ml Aqua dest.) übergossen. Unter der Wirkung der Essigsäure löst sich nach kurzer Zeit die Mesoglöa auf. Der mit Hilfe feiner Glasnadeln längs gespaltene Ektodermmantel wurde auf dem Objektträger flach ausgelegt (Tardent 1954, Abb. 1 a-d), sodass das Ektoderm mühelos entfernt werden konnte. Die ausgebreitete Ektodermschicht liess man auf dem Objektträger bis zum Festkleben eintrocknen. Hierauf wurde das Präparat mit Carnoy nachfixiert, in 100% Alkohol ausgewaschen, über Wasser mit Haemalaun-Eosin gefärbt und in Malinol eingeschlossen. Die so hergestellten Präparate wurden mikroskopisch (480 ×) wie folgt ausgewertet:

1. Das Ektodermpräparat wurde in seiner proximo-distalen Ausdehnung in 3 gleich lange Axialzonen eingeteilt.
2. Eine jede von diesen wurde auf kompakte Gruppen von Nematoblasten (Abb. 2) abgesucht, wobei nur diejenigen berücksichtigt wurden, deren strukturelle Differenzierung nicht abgeschlossen war, aber eine eindeutige Identifikation zuliess.
3. In jeder Gruppe wurde die Zahl der aus synchronen Teilungen hervorgegangenen Nematoblasten festgestellt und zeichnerisch protokolliert.
4. In jeder Gruppe wurden stichprobenweise die Längen von 3 Nematocysten gemessen (Messokular) und daraus die Mittelwerte berechnet.

3. Resultate

Die Untersuchungen von insgesamt 274 Nematoblastengruppen (Abb. 2) haben gezeigt, dass sich sämtliche Nesselkapseln einer Gruppe stets im gleichen morphologischen Differenzierungs-Stadium befinden. Die Differenzierung der Nematocyten läuft also, wie die vorangehende differentielle Teilung, streng synchron ab.

In Abb. 3 sind die in jeder Gruppe und für jeden Nematocyten-Typ festgestellten Zellzahlen wiedergegeben. Aus der Darstellung geht deutlich hervor, dass die Gruppen mit 4, 8 und 16 Nematoblasten weitaus am häufigsten waren (85.7%), während nur in wenigen Fällen (14,3%) Zahlen registriert wurden, die sich der

2^n-Regel nicht unterzogen. Dieser Befund weist daraufhin, dass die der Differenzierung vorausgehenden differentiellen Teilungen von wenigen Ausnahmen abgesehen, streng synchron erfolgen müssen (siehe Diskussion).

Differenzierungsstadien von grossen und kleinen Stenothelen, sowie von holotrichen Streptolinen traten in 4er, 8er und 16er Gruppen auf. Die Desmonemen dagegen erscheinen selten in Gruppen von 8 und 32, am häufigsten aber in Grup-

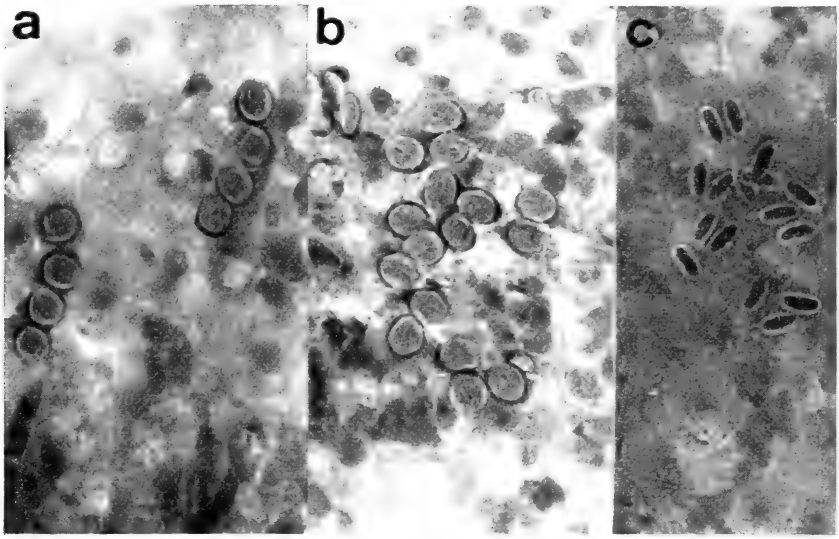


ABB. 2.

Differenzierungsstadien von Nematocyten in Ektoderm-Flächenpräparaten.
a) Zwei 4er Gruppen von kleinen Stenothelen; b) eine 16er Gruppe von kleine Stenothelen; c) eine 16 er Gruppe von holotrichen Streptolinen. (Vergr. 480x)

pen von 16. Dieser Befund zeigt deutlich das Fehlen einer causalen Beziehung zwischen der Gruppengrösse einerseits und dem Kapseltyp andererseits. Damit steht fest, dass die Differenzierungsrichtung der Nematoblasten nicht durch die Zahl der vorangegangenen differentiellen Teilungen determiniert wird.

Die Nematoblastengruppen verschiedener Grösse sind mehr oder weniger gleichmässig in allen Axialbereichen des Rumpfes vertreten. Eine regionale Häufung irgend einer der erwähnten Gruppen kann nicht festgestellt werden. Wie schon LEHN (1951) feststellen konnte, ist die Grösse der Stenothelen einer grossen Variabilität unterworfen. Die Resultate unserer Längenmessungen sind in Abb. 4 zusammengestellt. In Übereinstimmung mit den Befunden von LEHN (1951) lassen sich, wenn Stenothelen-Nematoblasten des ganzen Tieres zusammengefasst werden, 2 Grössenklassen erkennen, zwischen denen jedoch alle Übergänge möglich sind.

Wie aus Abb. 5 hervorgeht sind in den im distalen Rumpfdrittel lokalisierten Stenothelen-Nematoblasten vor allem grosse Kapseln enthalten. In Richtung der Polypenbasis ist eine fortschreitende Grössenabnahme festzustellen. Es wurde nicht untersucht, ob ähnliche Grössenunterschiede und eine entsprechende

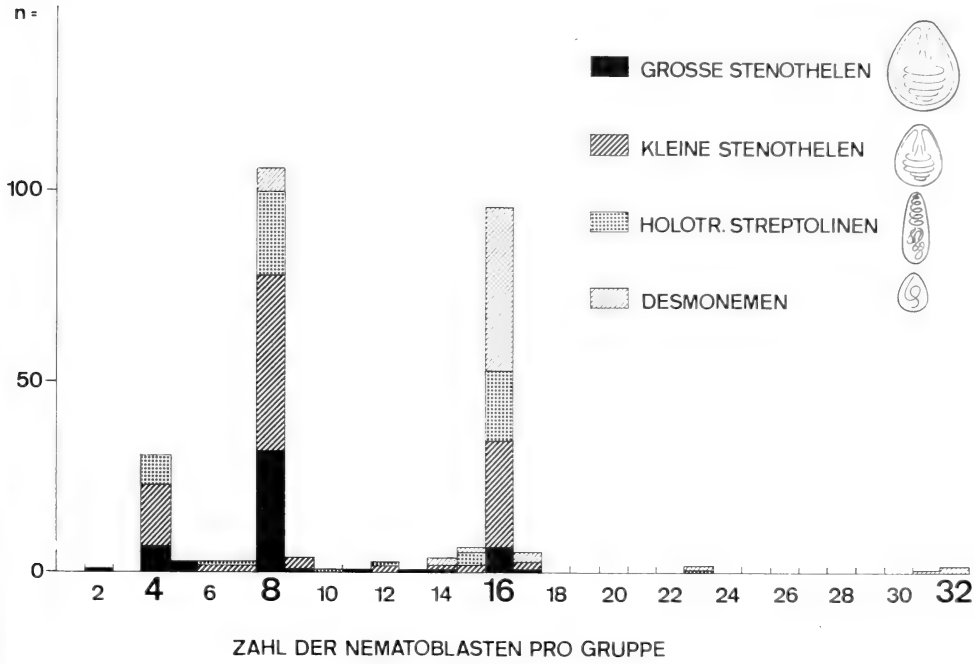


ABB. 3.

Häufigkeiten der Gruppengrössen der Nematoblasten verschiedener Typen bei H. attenuata.

Regionalität der Grössenklassen auch bei den anderen Nematoblasten-Typen auftreten.

4. DISKUSSION

Die hier beschriebene Präparationsmethode hat den Vorteil, dass die Nematoblasten-Gruppen auf den Flächenpräparaten in ihrer Ganzheit erfasst werden können, sodass mögliche Fehler bei den Auszählungen fast ausgeschlossen sind. Die Tatsache, dass der weitaus grösste Teil der Nematoblasten-Gruppen 4, 8 oder 16 Zellen aufweist, zeugt für die strenge Synchronie der der Differenzierung vorausgehenden Teilungen der I-Zellen. Die wenigen Ausnahmen (Abb. 3), die sich diesem 2^n-Gesetz entziehen, weisen aber darauf hin, dass bei den differentiellen Teilungen Unregelmässigkeiten vorkommen können, ohne dass dadurch der Verlauf des Differenzierungsprozesses kompromittiert würde. Dass die morpholo-

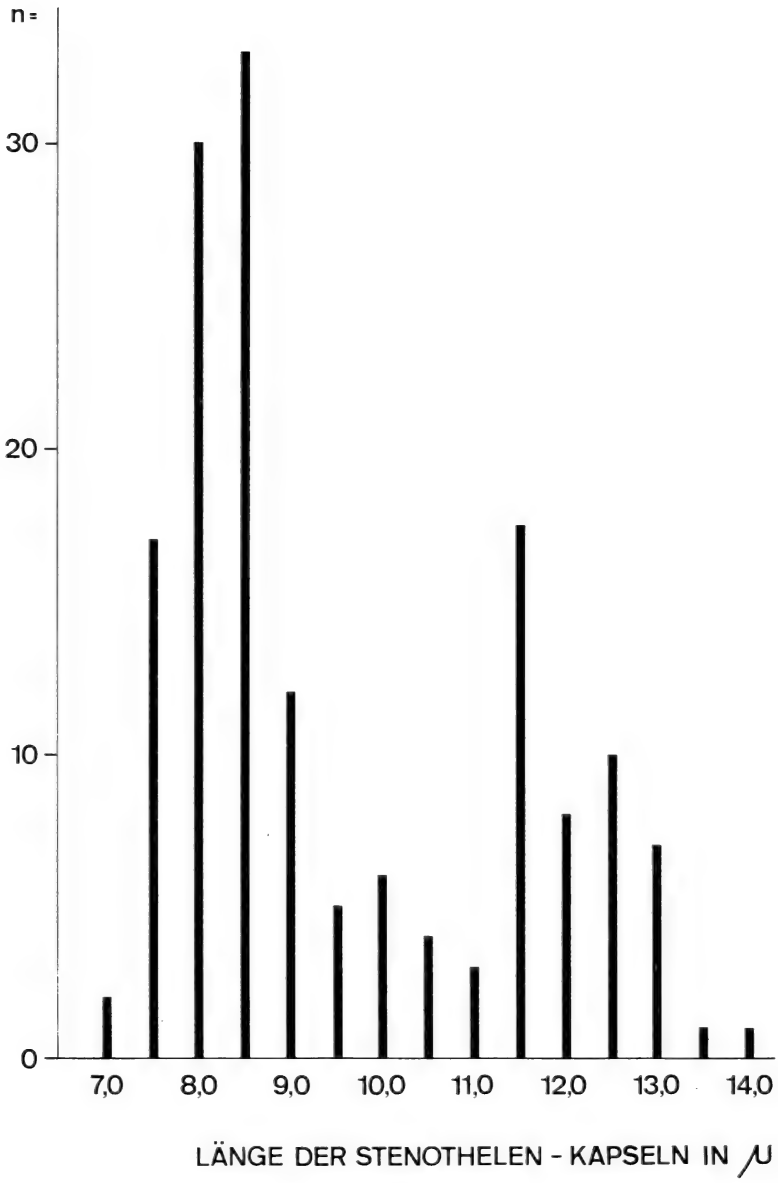


Abb. 4.

Häufigkeiten der verschiedenen Kapsellängen bei Stenothelen-Nematoblasten von H. attenuata.

gischen Differenzierungszustände der Nematocysten innerhalb einer Zellgruppe stets identisch sind, zeigt, dass auch die Kapseldifferenzierung streng synchron erfolgt. Diese perfekte Synchronisation der Prozesse ist wahrscheinlich nur dank

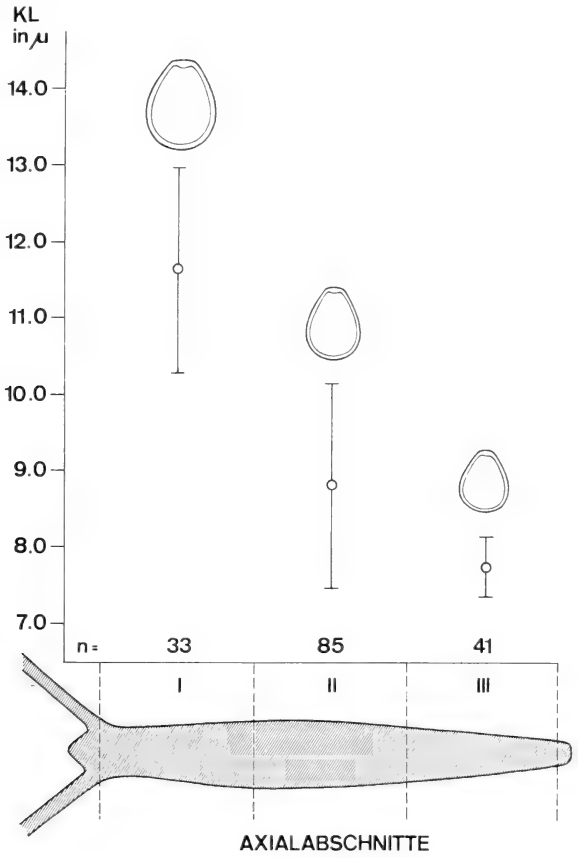


ABB. 5.

Axiales Verteilungsmuster der verschiedenen Kapselgrössen in den Stenothelen-Nematoblasten.

der zwischen den Zellen einer Gruppe vorhandenen plasmatischen Verbindungen möglich (SLAUTTERBACK & FAWCETT 1959, LENTZ 1966).

Der Befund, wonach in den 4er, 8er und 16er Gruppen mit einer einzigen Ausnahme (es konnten keine 4er Gruppen von Desmonemen nachgewiesen werden) sämtliche Nematocyten-Typen vertreten sind, zeigt eindeutig, dass die Zahl der differentiellen Teilungen, denen sich die I-Zellen unterziehen, als determinierender Faktor nicht in Frage kommt. Demzufolge muss das Differenzierungs-Schicksal der Nematoblasten — wir schliessen uns damit der Auffassung von LEHN (1951)

an — schon in der Stammzelle, d.h. bevor die differentiellen Teilungen derselben einsetzen, festgelegt sein. Es wird die Aufgabe folgender Arbeiten sein, nach den Faktoren zu suchen, die angesichts der verschiedenen Differenzierungsmöglichkeiten jeweils den Determinationszustand dieser Stammzelle bestimmen.

Zusammenfassung

1. Eine Methode wird beschrieben, mit der Dauerpräparate von isoliertem Ektoderm von Hydra hergestellt werden können.

2. In diesen Präparaten wurden die Nematoblasten-Gruppen bezüglich Zellzahl und Kapsel-Typ ausgewertet.

3. Nematoblasten-Gruppen bestehend aus 4, 8 und 16 Zellen (2^n) sind die Regel. Es besteht jedoch keine Korrelation zwischen der Gruppengrösse und dem Kapsel-Typ.

4. Die Grösse der in den Nematoblasten enthaltenen Stenothelen-Kapseln nimmt längs der Rumpfsäule von distal nach proximal ab.

Résumé

1. Les auteurs décrivent une méthode permettant de préserver des préparations de l'ectoderme isolé et intact de l'hydre.

2. Ces préparations ont servi pour examiner les groupes de nématoblastes en ce qui concerne le nombre de cellules ainsi que les types de nématocytes représentés dans ces groupes.

3. A quelques exeptions près, les groupes de nématoblastes contiennent 4, 8 ou 16 cellules (2^n), mais il n'y a pas de corrélation entre le nombre de cellules d'un groupe et le type de nématocyte représenté dans celui-ci.

4. La grandeur des capsules contenues dans les nématoblastes sténothèles diminuent progressivement le long de la colonne gastrique en direction distoproximale.

Summary

1. AA describe a method for preserving preparations of isolated, intact ectoderm of Hydra.

2. Such preparations have served for examining the groups of nematoblasts as to the number of cells and to the types of nematocytes they contain.

3. Barring a few exceptions, the groups of nematoblasts consist of 4, 8 or 16 cells (2^n), but there is no correlation between the number of cells in a group and the type of its nematocyte.

4. The size of the capsules within the stenothelous nematoblasts decreases progressively along the gastric column in a distoproximal direction.

LITERATUR

LEHN, H. 1951. *Teilungsfolgen und Determination von I-Zellen für die Cnidenbildung bei Hydra.* Z. Naturf. 6 b: 388-391.

LENTZ, T. L. 1966. *The cell biology of Hydra.* North Holland Publ. Co .Amsterdam.

PICKEN, L. E. R. & R. J. SKAER, 1966. *A review of researches on nematocysts.* Symp. Zool. Soc. London (Academic Press) 16: 19-50.

SLAUTTERBACK, D. L. & D. W. FAWCETT. 1959. *The development of the cnidoblasts in Hydra. An electron microscope study of cell differentiation.* J. biophys. biochem. Cytol. 5: 441-452.

TARDENT, P. 1954. *Axiale Verteilungs-Gradienten der interstitiellen Zellen bei Hydra und Tubularia und ihre Bedeutung für die Regeneration.* Roux'Archiv 146: 593-649.

— 1966. *Zur Sexualbiologie von Hydra attenuata Pall.* Rev. suisse Zool. 73: 357-381.

— & U. MORGENTHALER. 1966. *Autoradiographische Untersuchungen zum Problem der Zellwanderungen bei Hydra attenuata Pall.* Rev. suisse Zool. 73: 468-480.

WEILL, R. 1934. *Contribution à l'étude des cnidaires et de leurs nématocytes.* Trav. Stat. Zool. Wimëreux 10/11: 1-700.

WERNER, B. 1965. *Die Nesselkapseln der Cnidaria mit besonderer Berücksichtigung der Hydroida I. Klassifikation und Bedeutung für die Systematik und Evolution.* Helgoländer wiss. Meeresuntersuch. 12: 1-39.

N° 42. **H. Weideli, E. Kubli** und **P. S. Chen.** — RNS-Synthese bei Drosophilalarven. [1] (mit 2 Textabbildungen).

Zoologisch-vergl. anatomisches Institut der Universität Zürich.

Zahlreiche Forschungen haben gezeigt, dass die Desoxyribonucleinsäure (DNS) die genetische Substanz der Erbmerkmale darstellt, während die Ribonucleinsäure (RNS) eine zentrale Stellung in der Proteinsynthese einnimmt. Die larvale Entwicklung der Insekten zeichnet sich durch einen intensiven Proteinstoffwechsel aus (siehe CHEN 1966). Es ist deshalb anzunehmen, dass während dieser Entwicklungsperiode qualitative und quantitative Änderungen des RNS-Musters stattfinden. Im Rahmen unserer Untersuchungen über die biochemische Auswirkung der letal wirkenden Mutationen bei *Drosophila melanogaster* gewinnt der RNS-Stoffwechsel bei homozygoten Larven, deren Wachstum und Differenzierung in locusspezifischer Weise gehemmt sind, eine besondere Bedeutung (CHEN *et al.* 1963). Für die Beurteilung der Mutationswirkung sind aber genaue Auskünfte über die RNS-Synthese des nicht-mutierten Wildtyps unentbehrlich. In der vorliegenden Arbeit haben wir die mit ^{32}P-markierte RNS aus Larven verschiedener Altersstadien eines Wildstammes extrahiert, und die verschiedenen RNS-Typen mittels Dichtegradienten-Zentrifugation und Polyacrylamidgel-Elektrophorese analysiert. Über die RNS-Synthese während des larvalen Wachstums von *Drosophila* wurde von CHURCH und ROBERTSON (1966) kurz berichtet. Auf die Ergebnisse der beiden Autoren werden wir bei der nachfolgenden Besprechung zurückkommen. Da unsere Untersuchungen noch im Gang sind, beschränken wir uns im folgenden auf die Methodik und die wesentlichen Resultate der Larvalentwicklung beim Wildtyp. Einzelheiten über die RNS-Synthese der Letalmutanten werden in späteren Veröffentlichungen eingehend beschrieben.

MATERIAL UND METHODE

1. *Zuchtmethode*

Dreistündige Gelege der Adultfliegen des Wildstammes „Sevelen" von *Drosophila melanogaster* wurden auf synthetischem Medium (SANG 1956, GEER 1965) unter steriler Bedingung bei 25° C aufgezogen. Am Medium C von SANG wurden folgende Änderungen vorgenommen: Anstelle von Fructose (0,75 g)

[1] Ausgeführt und herausgegeben mit Unterstützungen durch den Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung und die Georges und Antoine Claraz-Schenkung. Herrn Dr. U. GROSSBACH (Tübingen) verdanken wir die freundliche Beratung für die elektrophoretische Auftrennung der RNS.

wurde Saccharose (1 g) verwendet, das Kasein (Fluka, Buchs) wurde mit 80 mg Arginin, 50 mg Tryptophan und 30 mg Cystin supplementiert. Die Eier wurden 7 min lang mit einer 3%igen Na-Hypochlorit-Lösung sterilisiert. Unter der vorliegenden Zuchtbedingung wird die Entwicklung etwas verlangsamt, bis zur Verpuppung benötigen die Larven 5 anstelle von 4 Tagen. Zudem sind die Larven etwas kleiner als auf Standardfutter (Mais-Hefe-Agar) aufgezogene Tiere.

2. *Markierung*

Larven des gewünschten Stadiums (Frischgewicht ca. 0,2 g) wurden in 0,5 ml einer 0,5%igen Saccharoselösung mit 200 µl ^{32}P-Natrium-orthophosphat inkubiert (1 mc/ml, 1 mg/ml, The Radiochemical Centre, Amersham). Die Inkubation erfolgte bei 25° C während 2 Stunden.

3. *Extraktion der RNS*

Für die Dichtegradienten-Zentrifugation wurde die Extraktion der RNS im wesentlichen nach der von SCHERRER und DARNELL (1962) beschriebenen Methode durchgeführt. Die Larven (Frischgewicht ca. 0,2 g) wurden in 5 ml Lösung I (0,1 m NaAc pH 5, 0,5% Na-Dodecylsulfat, 10 µg/ml Polyvinylsulfat, 500 µg/ml Bentonit, 0,001 m $MgCl_2$, 0,001 m $MnCl_2$, 0,1 m NaCl) in der Kälte homogenisiert. Das Homogenat wurde dann zweimal mit der gleichen Menge Phenol (80%, 0,1% Hydroxychinolin, nach KIRBY (1967)) bei 4° C ausgeschüttelt. Die wässrige Phase wurde mit 1/10 Volumen 1 m NaAc versetzt, dann mit 2½ Volumen Äthanol bei —20° C über Nacht die RNS ausgefällt. Der Niederschlag wurde in 5 ml Lösung II (0,01 m NaAc pH 5, 0,001 m $MgCl_2$, 0,05 m NaCl, 2 µg/ml Polyvinylsulfat) mit 50 µg Desoxyribonuclease (DNase I, Serva, Heidelberg) bei 20° C 10 min lang behandelt. Die DNase wurde anschliessend mit Phenol entfernt, und die RNS durch Zugabe von 1/10 Volumen 1 m NaAc und 2½ Volumen Äthanol bei —6° C während 3 Stunden erneut ausgefällt. Der Niederschlag wurde in Lösung II aufgenommen.

Für die Polyacrylamidgel-Elektrophorese erfolgte die RNS-Extraktion wie oben, jedoch mit den folgenden Anderungen: Die Konzentrationen an $MgCl_2$ und $MnCl_2$ wurden in Lösung I und II auf 0,0001 m erniedrigt. Anschliessend an die DNase-Behandlung wurde die RNS in 1 ml Lösung II aufgenommen und 2 Stunden bei 4° C gegen Lösung II dialysiert. Nach der Fällung mit NaAc und Äthanol wurde die RNS in gleichen Mengen Puffer I und Puffer II (siehe unten) aufgenommen.

4. *Dichtegradienten-Zentrifugation*

Es wurden jeweils 300 µg RNS auf einen linearen Saccharosegradienten aufgetragen (5—20%, 0,01 m NaAc pH5, 10^{-4} m EDTA). Die Zentrifugation erfolgte bei 0° C entweder 8½ Stunden bei 36,000 Upm oder 11½ Stunden bei

30,000 Upm (Spinco Modell L 50, Rotor SW 50). Das Zentrifugenröhrchen wurde am Boden angestochen, und Fraktionen von je 3 Tropfen gesammelt. Den einzelnen Fraktionen wurde jeweils 100 µl entnommen, mit 100 µl 0,01 m NaAc verdünnt und die Absorption bei 260 nm in einem Beckman DU Spektralphotometer gemessen.

5. *Polyacrylamidgel-Elektrophorese und densitometrische Auswertung*

Die elektrophoretische Auftrennung der RNS wurde hauptsächlich nach der Methode von GROSSBACH und WEINSTEIN (1968) vorgenommen. Es wurden folgende Lösungen für die Herstellung des Gels verwendet:

a) Acrylamid 15 g
Bisacrylamid 0,75 g
Wasser ad 100 ml

a') Acrylamid 15 g
Bisacrylamid 0,40 g
Wasser ad 100 ml

b) HCl 1 n 48 ml
TRIS 6,85 g
TEMED 0,46 ml
Wasser ad 100 ml

c) N, N, N', N'-Tetramethylendiamin

d) Ammoniumpersulfatlösung 10%

Das 2,6%ige Gel bestand aus 4,33 ml a', 8,33 ml b, 0,02 ml c, 0,02 ml d und 12,12 ml Wasser, und das 7%ige Gel aus 11,66 ml a, 8.33 ml b, 0,02 ml c, 0,02 ml d und 4,79 ml Wasser. Das 7%ige Gel wurde in Glasröhrchen von 7,5 cm Länge und 0,5 cm Innendurchmesser eingefüllt (3 cm hoch) und anschliessend mit 2,6%igem Gel (bis 6,5 cm) überschichtet. Das 2,6%ige Gel wurde dann sorgfältig mit Wasser überschichtet und 30 min zur Polymerisation stehen gelassen. Vor dem Auftragen der zu untersuchenden Probe führten wir eine Vorelektrophorese bei 4° C während 30 min durch (1 mA/Tubus, Elektrodenpuffer: 5,52 g Diaethylbarbitursäure, 1,0 g TRIS, ad 1000 ml Wasser, pH 7,0). Die RNS-Probe wurde in gleichen Mengen Puffer I (0,01 m NaAc pH 5,1, 10^{-4} m $MgCl_2$, 20% Saccharose) und Puffer II (48 ml 1 n HCl, 4,95 g TRIS, 0,46 ml TEMED, ad 50 ml Wasser, pH 5,5) aufgenommen und unter den Elektrodenpuffer dem Gel überschichtet. Die Elektrophorese fand zunächst bei 4° C, 60 min, 1 mA/Tubus statt, und dann 110 min lang, 3 mA/Tubus. Die Gelstreifen wurden durch Wasserdruck mit einer Injektionsspritze aus den Glasröhrchen gelöst und nach den Angaben von GROSSBACH und WEINSTEIN (1968) mit Gallocyanin gefärbt. Die densitometrische Auswertung erfolgte mit einem Densitometer (DD 2) und einem Schreiber (BD 5) der Firma Kipp und Zonen.

6. *Messung der Radioaktivität*

a) Nach Dichtegradienten-Zentrifugation: Nach der Messung der Absorption wurde zu den 200 µl RNS 100 µg Träger-RNS zugegeben und mit TCA

ausgefällt (Endkonzentration 5%). Der Niederschlag wurde in 400 µl 0,01 m NaAc aufgenommen und auf ein Planchet aufgetragen. Die Messung der Radioaktivität erfolgte in einem Gasdurchflusszähler mit Fenster D 47 von Nuclear Chicago.

b) Nach Polyacrylamidgel- Elektrophorese: Die Gele wurden in der Tiefkühltruhe eingefroren und anschliessend mit einer Rasierklinge in dünne Scheiben geschnitten. Die Scheiben wurden in 400 µl 30%igem H_2O_2 bei 70° C aufgelöst und anschliessend auf ein Planchet aufgetragen. Die Messung erfolgte gleich wie oben.

Ergebnisse und Diskussion

Unsere Ergebnisse über die Fraktionierung der RNS mittels Dichtegradienten-Zentrifugierung sowie ihre Synthese durch Markierung mit ^{32}P sind in Abbildung 1 zusammengestellt. In allen bisher untersuchten Larvenstadien wurde eine scharfe Auftrennung der 18S- und 28S-Komponenten der ribosomalen RNS (rRNS) erzielt. Im niedermolekularen Bereich fanden wir stets eine starke Akkumulation von Substanzen, die grösstenteils durch eine 2 stündige Dialyse entfernt werden konnten. Es handelt sich hier wahrscheinlich um Verunreinigungen der RNS und Oligo- und Polynucleotide, die durch die Behandlung der DNS mit DNase entstanden sind. Wie unten noch beschrieben wird, konnte das Vorkommen von 4S- und 5S-RNS mit Hilfe der Polyacrylamidgel-Elektrophorese einwandfrei nachgewiesen werden. Ferner zeigten die Messwerte der Absorption bei 260 nm eine deutliche Zunahme der beiden 18S- und 28S-Komponenten zwischen 2. und 4. Tag des Larvallebens. Erst in den verpuppungsreifen Larven nehmen sie in ihrem Gehalt leicht ab.

Die relative Radioaktivität der rRNS ist besonders hoch in den 2 tätigen Larven, was auf ihre rasche Synthese hindeutet (siehe Abb. 1). Im Gegensatz zum Totalgehalt sinkt die Markierung der 28S- und 18S-RNS im Laufe der Larvalentwicklung ständig ab, sodass im Alter von 5 Tagen nahezu kein Einbau von ^{32}P erfolgt.

Das Sedimentationsprofil der RNS-Markierung deutet darauf hin, dass hochmolekulares Material in 2 und 5 Tage alten Larven synthetisiert wird. Nach Brown und Littna (1964), die die RNS-Synthese in der Embryonalentwicklung von *Xenopus laevis* eingehend untersuchten, handelt es sich hier vermutlich um ein Gemisch von DNS-ähnlicher RNS und Vorstufen der rRNS mit einer Sedimentationskonstante von 45S. Die hohe Radioaktivität im Bereich von 4S und 5S ist, wie bereits erwähnt, mindestens zum Teil auf die Akkumulation von Nucleotiden und Verunreinigungen zurückzuführen.

Im ganzen stimmen unsere Ergebnisse gut überein mit denjenigen von Church und Robertson (1966), die die RNS-Synthese der Drosophilalarven unter vergleichbarer Bedingung analysiert haben. Lediglich stellten die beiden

Autoren eine maximale Markierung der beiden rRNS in 65stündigen Individuen fest, während wir eine fortwährende Abnahme der Einbaugeschwindigkeit während der ganzen Larvalentwicklung fanden. Dieser Unterschied könnte in der stamm-

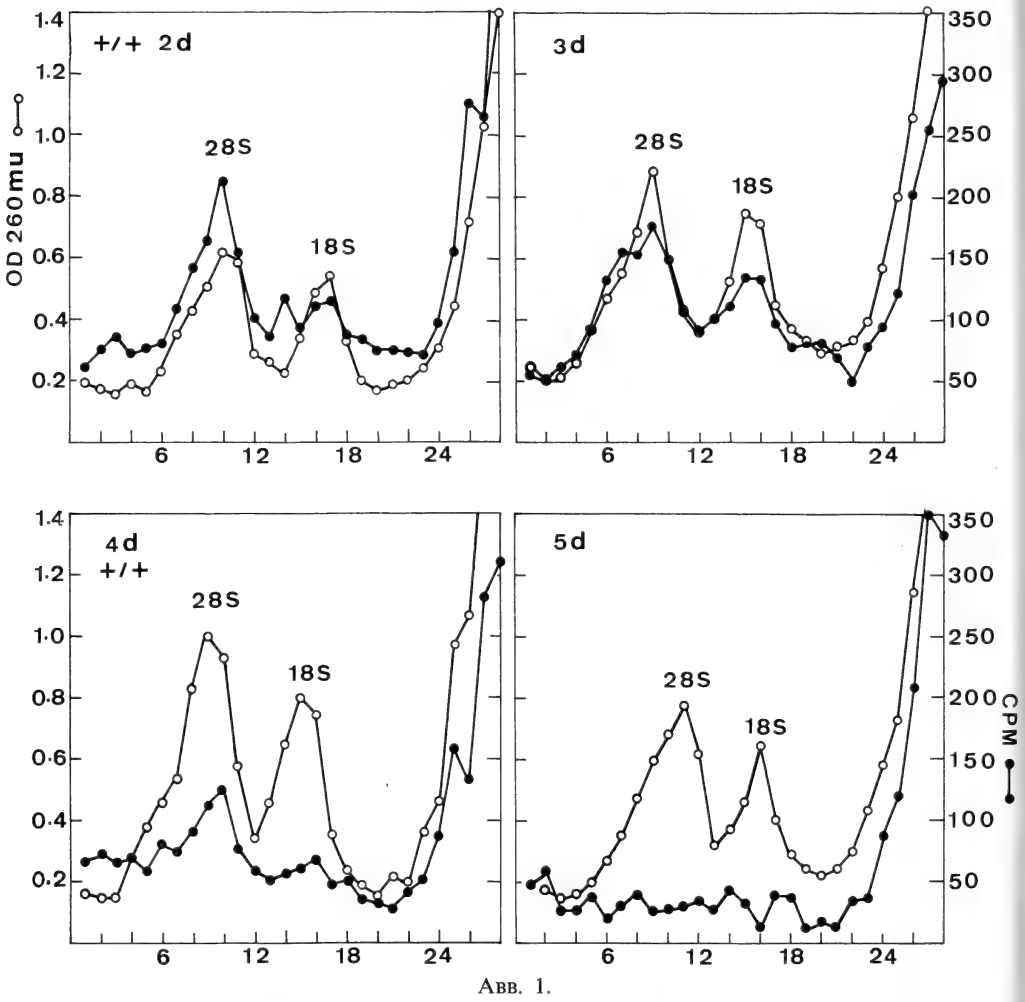


ABB. 1.

Das Sedimentationsprofil der RNS bei 2-, 3-, 4- und 5 tätigen Drosophilalarven.
Abszisse: Fraktions-Nummer nach Dichtegradienten-Zentrifugation.
Ordinate: Optische Dichte (OD) bei 260 nm (O) bzw. Radioaktivität in cpm (●) pro Fraktion.

spezifischen Wachstumsrate und Streuung der Zuchtbedingung liegen. In seinen Untersuchungen des larvalen Fettkörpers von *Drosophila* stellte RUEGG (1968) eine rasche Abnahme der Syntheseleistung mit zunehmendem Entwicklungsalter fest, was nach der vorliegenden Beobachtung zu erwarten ist.

Die Auftrennung sowie die ^{32}P-Markierung der verschiedenen RNS der 4tägigen Larven nach der Polyacrylamidgel-Elektrophorese sind in Abbildung 2 dargestellt. Eine kleine Fraktion aus Nucleotiden bewegt sich am schnellsten zur Anode und erscheint als eine deutliche Bande an der Front. Danach folgen eine 4S- und eine 5S-RNS-Fraktion, die im Gegensatz zur Dichtegradienten-Zentrifugation scharf von einander getrennt sind. In der Region zwischen 5S und der Grenze zwischen 2,6 und 7%igem Gel beobachteten wir regelmässig eine kleine Fraktion, die nach GROSSBACH und WEINSTEIN (1968) als « messenger »-RNS (mRNS) bezeichnet werden könnte. An der Übergangsstelle zwischen den beiden Gelregionen erscheint stets eine Anhäufung von Gallocyanin-färbbaren Substanzen, deren Eigenschaften vorderhand noch unbekannt sind. Im Bereich des 2,6% igen Gels treten vor allem die zwei konzentrierten 18S- und 28S-Banden auf. Zwischen diesen wurde häufig bei jüngeren Larven eine kleine Fraktion festgestellt, die ebenfalls mRNS sein könnte. Anschliessend an die 28S-Fraktion kommt eine weitere Bande vor, die ziemlich sicher der 45S- und 35S-RNS entspricht. Viel schwieriger ist die Identifizierung des Materials, welches unter der vorliegenden elektrophoretischen Bedingung eine sehr geringe anodische Beweglichkeit aufweist und dicht an der Startstelle des Gelstreifens liegt. Weitere Untersuchungen sollen zeigen, ob es sich hier tatsächlich um hochmolekulare Substanzen oder Artefakte handelt.

Wie aus Abbildung 2 ersichtlich ist, erweist sich die 4S-Fraktion (« transfer »-RNS (tRNS)) als besonders stark markiert. Erwartungsgemäss fanden wir ferner einen relativ hohen Peak in der mRNS-Fraktion. Da es sich hier um Extrakt aus 4tägigen Larven handelt, ist es verständlich, dass in den 18S- und 28S-Banden nur ein geringer Einbau des ^{32}P festgestellt werden konnte, was in Übereinstimmung mit den Ergebnissen der Dichtegradienten-Zentrifugation steht (vergl. Abb. 1).

Nach unserer bisherigen Erfahrung und derjenigen früherer Autoren (BISHOP *et al* 1967, DINGMAN und PEACOCK 1968, HYDÉN 1968) zeichnet sich die Polyacrylamidgel-Elektrophorese besonders durch ihr grosses Auflösungsvermögen aus. Wie schon GROSSBACH und WEINSTEIN (1968) gezeigt haben, können durch geeignete Wahl der Acrylamidkonzentration bei der Herstellung des Gelstreifens die verschiedenen RNS-Typen nach ihrer Molekulargrösse scharf von einander getrennt werden. Neuere Untersuchungen bewiesen, dass das Muster der RNS wesentlich komplizierter erscheint, als man bisher angenommen hat. Nach dem Befund von WEINBERG und PENMAN (1968) enthalten z.B. das Kernplasma und der Nucleolus der HeLa-Zellen mindestens 6 verschiedene niedermolekulare RNS, die sich in ihrer elektrophoretischen Beweglichkeit klar von einander unterscheiden. Dies ist vermutlich auch der Fall bei anderen Zelltypen höherer Organismen. Als Vorstufen der rRNS kommen wahrscheinlich ausser 32S- und 45S- noch 20S-, 36S- und 41S-RNS vor (MCCONKEY und HOPKINS 1968). Es ist deshalb anzunehmen, dass die Dichtegradienten-Zentrifugation, insbesondere im Bereich der

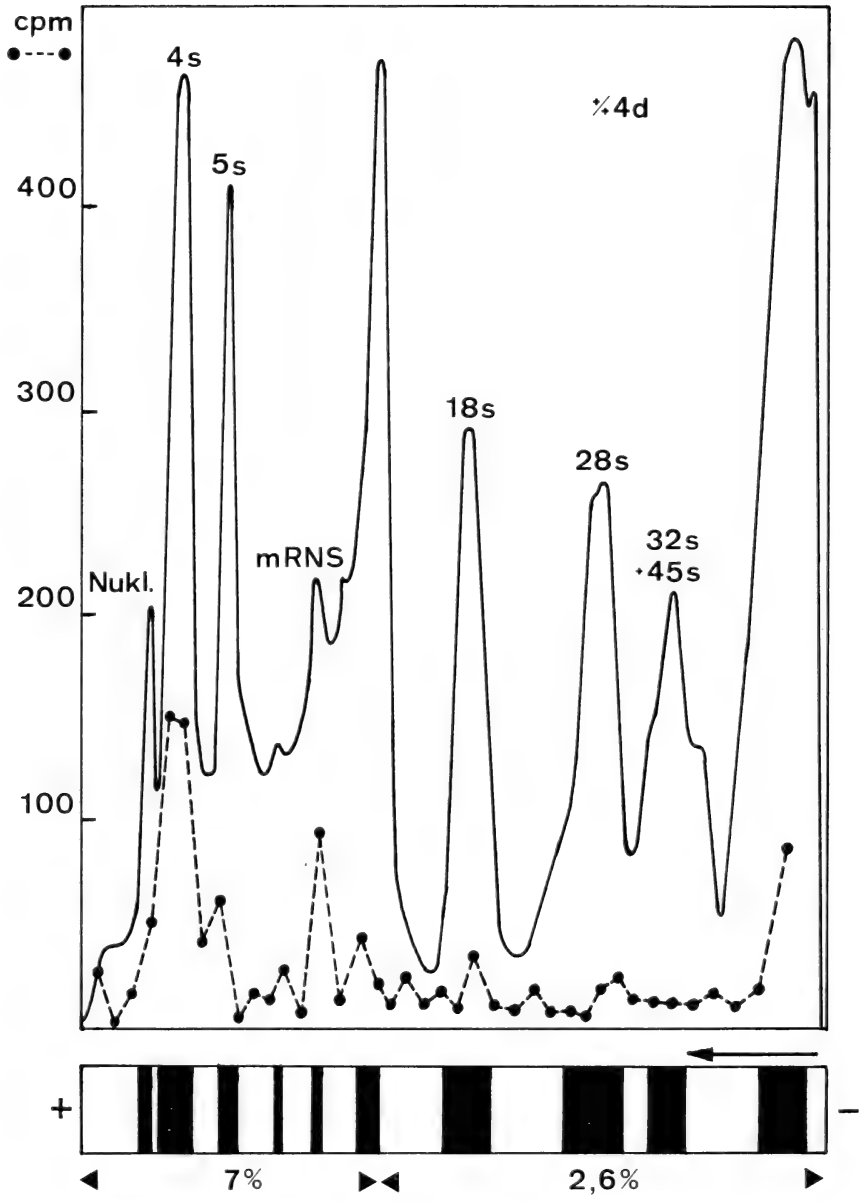


ABB. 2.

Auftrennung der RNS bei 4 tätigen +/+-Drosophilalarven mittels Polyacrylamidgel-Elektrophorese. Unten: Schematische Darstellung der RNS-Banden nach Färbung des Gelstreifens mit Gallocyanin. Oben: Densitometrische Registrierung (—) und Verteilung der Radioaktivität (●—●) der aufgetrennten RNS-Banden. Nukl. = Nucleotide.

erwähnten Molekulargrössen, keine homogene Fraktion ergibt. Ausserdem, wie bereits geschildert, bereitet die Akkumulation der Oligo- und Polynucleotide im RNS-Extrakt oft grosse Schwierigkeiten für die Trennung der 4S- und 5S-RNS in einem linearen Gradientensystem. Allerdings ist für die densitometrische, quantitative Auswertung des Acrylamidgelstreifens eine gründliche Entfernung der unspezifischen Färbung unbedingt erforderlich.

Untersuchungen über die genetische Grundlage und die biochemischen Eigenschaften der RNS bei *Drosophila* wurden von verschiedenen Autoren durchgeführt. Hybridisierungsversuche von RITOSSA und SPIEGELMAN (1965) sowie QUAGLIAROTTI und RITOSSA (1968) ergaben, dass über 200 Gene pro Diploidkern, die in einem polycistronischen System im Bereich des «nucleolar organizers» angeordnet sind, die Synthese der 18S- und 28S-RNS kodieren. Nach LOENING (1968) beträgt das molekulare Gewicht der 28S-Komponente für rRNS aus Adultfliegen $1{,}40 \times 10^6$, und dasjenige der 18S-Komponente $0{,}73 \times 10^6$. Der relative Gehalt an Guanin plus Cytosin in der Basenzusammensetzung ist 60% für tRNS, während derjenige der rRNS bloss 43% beträgt, was dem Molarverhältnis der DNS entspricht (HASTINGS und KIRBY 1966). Die letzte Feststellung macht es wahrscheinlich, dass die sekundäre Struktur der rRNS von *Drosophila* relativ unstabil erscheint im Vergleich mit derjenigen der Säuger. Da alle diese Untersuchungen an Adultfliegen durchgeführt wurden, ist es fraglich, ob die Ergebnisse auch für das Larvenstadium gültig sind. Jedenfalls sind solche Kenntnisse von grundlegender Bedeutung für eine vergleichende Analyse des RNS-Stoffwechsels zwischen normalen und letalen Genotypen.

SUMMARY

1. Wild-type larvae of *Drosophila melanogaster* were raised on a slightly modified synthetic medium of SANG (1956) and GEER (1965) under sterile conditions. The different types of RNA were pulse-labelled with ^{32}P-orthophosphate, extracted with phenol and analysed by both density gradient centrifugation and polyacrylamide gel electrophoresis.

2. The sedimentation profile on the sucrose gradient gave two distinct peaks of the 28S and 18S components of rRNA, the relative radioactivity of which is highest in the 2-day-old larvae, decreases in the course of development and falls to a very low level shortly before puparium formation. In the region of 4S and 5S RNA there was a large accumulation of UV-absorbing and radioactive material which could be removed by dialysis, suggesting the presence of oligonucleotides and other degradation products. The procedure of pulse-labelling also indicated the rapid synthesis of high molecular weight compounds corresponding probably to DNA-like RNA and the 45S-precursor of rRNA.

3. By using 2.6 and 7% polyacrylamide gels and staining with gallocyanin we observed a total of at least 10 electrophoretically separable RNA fractions. The 28S and 18S components of rRNA and the 4S tRNA gave the most prominent bands. Both densitometry and radioactivity indicated the presence of at least one mRNA fraction with a slightly slower anodal mobility than that of the 5S rRNA. In the 2,6% gel section slightly behind the 28S band another fraction corresponding probably to 32S and 45S RNA has been found. The significance of the present results in relationship to RNA metabolism in the lethal mutants is mentioned.

Résumé

1. Des larves du type sauvage de *Drosophila melanogaster* ont été élevées sur un milieu synthétique de Sang (1956) et Geer (1965) légèrement modifié, en milieu stérile. Les différents types d'ARN ont été marqués au ^{32}P-orthophosphate, extraits au phénol et analysés par centrifugation sur gradient de densité et par électrophorèse sur gel de polyacrylamide.

2. Le profil de sédimentation sur gradient de sucrose donne deux sommets distincts des composants 28S et 18S du rARN, dont la radio-activité est maximum chez les larves de deux jours, puis diminue au cours du développement et tombe à un niveau très bas peu avant la formation du puparium. Dans la région des ARN 4S et 5S, il y a une forte accumulation de matériel radio-actif et absorbant les UV, qui est dialysable, ce qui suggère la présence d'oligonucléotides et d'autres produits de dégradation. La méthode de marquage radio-actif montre aussi la synthèse rapide de composés de poids moléculaire élevé qui correspondent probablement à de l'ARN ressemblant à l'ADN et au précurseur 45S du rARN.

3. En utilisant des gels de polyacrylamide à 2,6 et 7% et en colorant à la gallocyanine, nous avons observé un total d'au moins 10 fractions d'ARN séparables par électrophorèse. Les composantes 28S et 18S de rARN et le 4S tARN sont celles qui donnent les bandes les plus accentuées. La densitométrie, de même que la radio-activité, indiquent la présence d'au moins une fraction de mARN avec une mobilité anodale légèrement plus faible que celle du 5S rARN. Dans le gel à 2,6%, une autre fraction correspondant probablement au 32S et au 45S ARN a été trouvée légèrement en arrière de la bande 28S. Les auteurs mentionnent la signification de ces résultats en relation avec le métabolisme de l'ARN chez les mutants létaux.

LITERATUR

Bishop, D. H. L., J. R. Claybrook und S. Spiegelman. 1967. *Electrophoretic separation of viral nucleic acids on polyacrylamide gels.* J. Mol. Biol. 26:373-387.

Brown, D. D. und E. Littna. 1964. *RNA synthesis during the development of Xenopus laevis, the south African clawed toad.* J. Mol. Biol. 8: 669-687.

CHEN, P. S. 1966. *Amino acid and protein metabolism in insect development.* Adv. Insect Physiol. 3:35-132.

— N. FARINELLA-FERRUZZA und M. OELHAFEN-GANDOLLA. 1963. *Contents of DNA and RNA in the salivary glands of normal and lethal larvae of the mutant "lethal-meander" (lme) of Drosophila melanogaster.* Exp. Cell Res. 31: 538-548.

CHURCH, R. B. und F. W. ROBERTSON. 1966. *A biochemical study of the growth of Drosophila melanogaster.* J. exp. Zool. 162: 337-352.

DINGMAN, C. W. und A. C. PEACOCK. 1968. *Analytical studies on nuclear ribonucleic acid using polyacrylamide gel electrophoresis.* Biochemistry 7: 659-674.

GEER, B. W. 1965. *A new synthetic medium for Drosophila.* D. I. S. 40: 96.

GROSSBACH, U. und I. B. WEINSTEIN. 1968. *Separation of ribonucleic acids by polyacrylamide gel electrophoresis.* Anal. Biochem. 22: 311-320.

HASTINGS, J. R. B. und K. S. KIRBY. 1966. *The nucleic acids of Drosophila melanogaster.* Biochem. J. 100: 532-539.

HYDÉN, H. 1968. *Separation and radiometry of RNA in* 10^{-9}—10^{-7} g *amounts by disc electrophoresis on polyacryl amide gels.* Currents in Modern Biol. 2: 57-67.

KIRBY, K. S. 1967. *Isolation of ribonucleic acids for studies in protein biosynthesis. In "Techniques in Protein Biosynthesis"* (P. N. CAMPBELL und J. R. SARGENT, eds.), Vol. 1, pp. 265-297. Academic Press, London und New York.

LOENING, U. E. 1968. *Molecular weights of ribosomal RNA in relation to evolution.* J. Mol. Biol. 38: 355-365.

MCCONKEY, E. H. und J. W. HOPKINS. 1969. *Molecular weights of some HeLa ribosomal RNA's.* J. Mol. Biol. 39: 545-550.

QUAGLIAROTTI, G. und F. M. RITOSSA. 1968. *On the arrangement of genes for 28S and 18S ribosomal RNA's in Drosophila melanogaster.* J. Mol. Biol. 36: 57-69.

RITOSSA, F. M. und S. SPIEGELMAN. 1965. *Localization of DNA complementary to ribosomal RNA in the nucleolus organizer region of Drosophila melanogaster.* Proc. Natl. Acad. Sci. 53: 737-745.

RÜEGG, M. 1968. *Untersuchungen zum Proteinstoffwechsel des Wildtyps und der Letalmutante (ltr) von Drosophila melanogaster.* Z. vergl. Physiol. 60: 275-307.

SANG, J. H. 1956. *The quantitative nutritional requirements of Drosophila melanogaster.* J. exp. Biol. 33: 45-72.

SCHERRER, K. und J. E. DARNELL. 1962. *Sedimentation characteristics of rapidly labeled RNA from HeLa cells.* Biochem. Biophys. Res. Comm. 7: 486-490.

WEINBERG, R. A. und S. PENMAN. 1968. *Small molecular weight monodisperse nuclear RNA.* J. Mol. Biol. 38: 289-304.

ERRATUM

Tome 76, fascicule 2

In der Arbeit von Willy RUCH unterlief dem Autor ein Irrtum:

Tabelle 5, seite 550, müssen die Zahlen wie folgt heissen:

	ADH-Aktivität der Hypophysen der Neonaten in Prozent der Adultaktivität	ADH-Aktivität der Hypophysen der Neonaten pro 100 g Körpergewicht in Prozent der Adultaktivität
NESTHOCKER		
Ratte	0,1—0,5	4,5—16
Meriones	0,1	3,6

PUBLICATIONS

DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & C^ie^, libraires à Genève

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc.	1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.—
	2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	12.—
	3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	42.—
	4.	ISOPODES par J. CARL	8.—
	5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	5.50
	6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	18.—
	7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	18.—
	8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	18.—
	9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	11.—
	10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	3.50
	11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	38.—
	12.	DÉCAPODES par J. CARL	11.—
	13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	11.—
	14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	18.—
	15.	AMPHIPODES par J. CARL	12.—
	16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	17.50
	17.	CESTODES par O. FUHRMANN	30.—
	18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	68.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. de SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte — Fr. 6.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK

APPARTENANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1^re^ partie — FOSSILES — 1 vol. 4^o^ avec 117 planches — Fr. 300.—

COLLEMBOLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen — Fr. 24.—

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 76 — FASCICULE 3

Pages

N° 22. P. INGOLD, A. PORTMANN und B. TSCHANZ. Individuelle Beziehung der Eltern zu ihrem Jungen bei Tordalken *(Alca torda L.)*. (Zusammenfassung) 602

N° 23. Oswald HESS. Veränderungen der Chromosomenstruktur und ihre Beziehungen zur genetischen Funktion. (Mit 14 Textabbildungen) 603-641

N° 24. E. HADORN, H. HAURI, P. MÜLLER und E. STEINER. Transplantationsexperimente mit Imaginalanlagen von *Tenebrio molitor* L. (Mit 2 Abbildungen) 642-649

N° 25. Karl KLENK. Oekologische Beobachtungen am Rotfuchs, *Vulpes vulpes* (L.). (Mit 4 Abbildungen und 3 Tafeln) 649-656

N° 26. G. KAISER und W. HUBER. Beziehungen zwischen Körpergrösse und Wurfgrösse beim Haushund. (Mit 8 Textabbildungen und 1 Tabelle) 656-673

N° 27. P. LÜPS und W. HUBER. Metrische Beziehungen zwischen Kopf- und Rumpflänge beim Haushund. (Mit 4 Abbildungen) 673-680

N° 28. I. WANDELER und W. HUBER. Zum Altersaufbau der bernischen Feldhasenbestände im Jahre 1967. (Mit 2 Abbildungen) 680-686

N° 29. A. WANDELER und W. HUBER. Gewichtswachstum und jahreszeitliche Gewichtsschwankungen bei Reh und Gemse. (Mit 4 Abbildungen) 686-694

N° 30. U. RAHM. Zur Fortpflanzungsbiologie von *Tachyoryctes ruandae (Rodentia, Rhizomyidae)*. (Mit 5 Abbildungen) 695-702

N° 31. HR. HAEFELFINGER. Contribution à la systématique des Glossodoridiens méditerranéens *(Gastropoda, Opisthobranchia)*. (Avec 1 figure dans le texte) 703-710

N° 32. Fabiola MÜLLER. Zur Phylogenese des sekundären Kiefergelenks: Zeugniswert diarthognather Fossilien im Lichte neuer ontogenetischer Befunde. (Mit 2 Abbildungen) 710-715

N° 33. S. v. BOLETZKY. Zum Vergleich der Ontogenesen von *Octopus vulgaris, O. joubini* und *O. briareus*. (Mit 6 Abbildungen und 1 Tabelle) 716-726

N° 34. J. FISCHER und S. ROSIN. Das larvale Wachstum von *Chironomus nuditarsis* Str. (Mit 5 Abbildungen) 727-734

N° 35. RÖMER und S. ROSIN. Untersuchungen über die Bedeutung der Flugtöne beim Schwärmen von *Chironomus plumosus* L. (Mit 2 Textabbildungen) 734-740

N° 36. R. H. LEUTHOLD. Ein Spurpheromon aus den Hinterbeinen bei der Ameise *Crematogaster ashmeadi* Mayr *(Myrmicinae)*. (Mit 2 Abbildungen) 741-743

N° 37. A. DÜBENDORFER. Proliferationsdynamik atelotypischer Imaginalscheibenkulturen von *Drosophila melanogaster*. (Mit 3 Abbildungen und einer Tabelle) 744-750

N° 38. Niklaus WEISS. Untersuchungen über eine Immunität gegen Mikrofilarien der Art *Dipetalonema viteae* Krepkogorskaja 1933 bei *Meriones libycus* und beim Hamster. (Mit 6 Abbildungen und 1 Tabelle) 750-760

N° 39. Georg PILLERI und Carola KRAUS. Zum Aufbau des Cortex bei *Cetaceen*. (Mit 1 Abbildung und 4 Tabellen) 760-767

N° 40. Georg PILLERI und Margarete GIHR. Relatives Hirngewicht der *Cetacea*. (Mit 4 Abbildungen und 1 Tabelle) 767-779

N° 41. F. RICH und P. TARDENT. Untersuchungen zur Nematocyten-Differenzierung bei *Hydra attenuata* Pall. (Mit 5 Abbildungen) 779-787

N° 42. H. WEIDELI, E. KUBLI und P. S. CHEN. RNS-Synthese bei Drosophilalarven. (Mit 2 Textabbildungen) 788-797

IMPRIMÉ EN SUISSE

Tome 76 Fascicule 4 1969

REVUE SUISSE
DE
ZOOLOGIE

ANNALES
DE LA
SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE
ET DU
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE
DE GENÈVE

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
DÉCEMBRE 1969

LIBRARY
OF THE
AMERICAN MUSEUM
OF NATURAL HISTORY

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 76 — FASCICULE 4

Rédaction

EMILE DOTTRENS

Directeur honoraire du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

VILLY AELLEN

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

EUGÈNE BINDER

Conservateur principal au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Administration

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1211 GENÈVE 6

PRIX DE L'ABONNEMENT DÈS 1970:

SUISSE Fr. 155.— UNION POSTALE Fr. 160.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées

à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*,

Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Tome 76, nº 43 — Décembre 1969

Zur Lichtreaktion der isolierten Froschiris

von

Luzia GLAUS-MOST
Zoologische Anstalt der Universität Basel

Mit 15 Textabbildungen und 16 Tabellen

INHALTSVERZEICHNIS

Seite

Einleitung 800
Material 802
Histologische Untersuchung 802
Experimentelle Methoden 803

I. Charakterisierung der Lichtreaktion 805
1. Versuchsbedingungen 805
2. Allgemeine Charakterisierung 805
3. Reizabhängigkeit der Reaktion 806
A) Kontraktionsamplitude B) Kontraktionszeit C) Halbwertszeit der Relaxation
4. Jahreszeitliche Schwankungen 809
5. Diskussion 810

II. Temperaturabhängigkeit der Lichtreaktion 811
1. Versuchsbedingungen 811
2. Der Temperaturquotient 811
3. Ergebnisse 812
4. Diskussion 813

III. Beeinflussung der Lichtreaktion durch langdauernde Vorbeleuchtung 814
1. Versuchsbedingungen 814
2. Ergebnisse 814
3. Diskussion 816

IV. Ionenmilieu und Lichtreaktion 818
1. Versuchsbedingungen 818
A) Variationen des Calciums B) Variationen des Kaliums
2. Ergebnisse 820
3. Diskussion 822

V. Die Wirkungen vegetativer Pharmaka an der isolierten Froschiris 825
1. Versuchsbedingungen 825
2. Cholinerge Rezeptoren 826
A) Ergebnisse B) Diskussion
3. Adrenerge Rezeptoren 827
A) Ergebnisse B) Diskussion C) Serotonin und Melatonin

VI. Pharmaka und Lichtreaktion 833
1. Versuchsbedingungen 833
2. Ergebnisse 834
A) Pharmaka des vegetativen Systems B) Melatonin und Serotonin C) Katecholamine D) Reserpin E) Effekt unterschiedlicher Temperaturen F) Spezifische Hemmstoffe
3. Diskussion 839

Schluss 842
Zusammenfassung 843
Bibliographie 845

EINLEITUNG

Treffen Lichtstrahlen das Auge eines dunkeladaptierten Vertebraten, so kontrahiert die Iris in Abhängigkeit von der Belichtung. Dieser Pupillenreflex ist an die intakte neurale Beziehung zwischen Auge und Mesencephalon gebunden. Das Phänomen ist das Endglied in einer Kette von Reflexen, deren Gesamtheit ein Regelsystem zur Aufrechterhaltung optimaler Beleuchtung der Retina darstellt. Als Rezeptoren für die Beleuchtungsintensität dienen die Sehzellen der Retina mit ihren photolabilen Pigmenten. Die neuronalen Afferenzen werden im Mesencephalon umgeschaltet; die efferenten Bahnen führen zu den m. sphincter und dilatator pupillae. Diese Muskelantagonisten sorgen für die Einstellung einer neuen Pupillenfläche und damit für eine Regulation der Lichtmenge, die die Retina erreicht (Rein 1960).

Wird die Iris eines Frosches isoliert, so zeigt sie erstaunlicherweise ein vergleichbares Phänomen: Die Muskulatur kontrahiert auf einen Lichtreiz hin, obwohl sie mit den übrigen Partnern des vorhin genannten Pupillarreflexbogens nicht mehr verbunden ist. Für dieses isolierte Irisgewebe muss also ein Mechanismus postuliert werden, der dem klassischen Reflex des intakten Tieres entspricht.

Es muss angenommen werden, dass die Iris über photorezeptive Elemente verfügt. Zudem muss in der Iris der Reiz umgewandelt und an den Effektor, d.h. die Muskulatur, weitergegeben werden. Mit dem Effektor des klassischen Reflexbogens übereinstimmend, sorgen diese Muskeln für eine Veränderung der Pupillenfläche.

Das Phänomen wurde von ARNOLD (1841)[1] zum ersten Male beschrieben. Die isolierte Iris kontrahierte bei Sonnenbestrahlung. ARNOLD wertete den Tatbestand als eine Automatie, die allen sympathisch innervierten Organen eigen sei. BROWN-SEQUARD (1847, 1859) beschrieb unabhängig davon die Photosensibilität der Kaltblüteriris. Nach seiner Meinung war die Irismuskulatur als solche lichtempfindlich. Dieser Interpretation schlossen sich eine Reihe anderer Autoren an (MUELLER 1859, SCHUR 1868, GYSI 1879, NEPVEU 1907, STUDNITZ 1932). BUDGE (1855) vermochte dagegen nicht, die Experimente mit gleichem Erfolg zu wiederholen. Er hielt die Retina oder die Linse des Kaltblüterauges für ein mögliches Reflexzentrum. Auch EDGREN (1879) postulierte einen intraocularen Reflexbogen für die Pupillenreaktion.

Mit einer experimentell gut belegten Arbeit gelangte STEINACH (1892) zu dem Schluss, die pigmentierten Muskelfasern des Spincter pupillae des Frosches seien die Ursache dieses Kontraktionsvermögens. GUTH (1901) versuchte, STEINACHS Hypothese zu stützen. Ihr hatte bereits MAGNUS (1899) widersprochen. Im Gegensatz zu STEINACH war es diesem gelungen, die Lichtreaktion der isolierten Iris mit Atropin zu unterbinden. Daraus, so schloss er, ergebe sich, dass ein intrairidialer Reflexbogen für die Pupillenveränderung verantwortlich sein müsse.

VAN HERK (1928) untersuchte die Photosensibilität der isolierten Iriden von Vertretern aller Wirbeltierklassen. Die Froschiris zeigte nach seinen Befunden ein Maximum an Empfindlichkeit im Licht von 500-530 nm Wellenlänge. Zu einem ähnlichen Ergebnis gelangten BARR und ALPERN (1963). Sie erblickten in der Uebereinstimmung der maximalen Empfindlichkeit mit dem Absorptionsmaximum des Rhodopsins einen Hinweis auf die Beteiligung dieses Pigments an der Lichtkontraktion. Allerdings hatte WEALE (1956) die grösste Photosensibilität der isolierten Iris bei Licht von 420 nm Wellenlänge gefunden, was nicht mit dem Absorptionsmaximum von Rhodopsin übereinstimmt. Es kann also heute als gesichert gelten, dass die Lichtempfindlichkeit der Froschiris abhängig von der Wellenlänge ist. Die gefundenen Beziehungen zwischen beiden Grössen sind jedoch methodenabhängig; die Natur des Licht absorbierenden Pigments ist damit noch ungeklärt.

Die Abhängigkeit des Lichtreflexes der isolierten Froschiris von weiteren Faktoren zu untersuchen, war die Aufgabe dieser Arbeit.

---

[1] Der Autor berichtet darüber in einem Abschnitt über die vom Sympathicus innervierten Organe, nicht etwa im Kapitel über die Irisbewegungen. Dies ist wohl der Grund dafür, dass BARR und ALPERN (1963) den Passus nicht gefunden haben.

Herrn Professor Dr. E. Flückiger danke ich für die Problemstellung und für die Anleitung. Es ist mir ein Bedürfnis, Herrn P. D. Dr. med. A. Cerletti zu danken für die Gastfreundschaft, die mir und meinen Tieren in den Laboratorien der Med.-biol. Forschung der Firma Sandoz AG gewährt wurde, sowie für die Anregungen, die sich aus dem Kontakt mit seinen Mitarbeitern ergaben.

Material

Alle Untersuchungen wurden an isolierten Iriden von Rana temporaria und Rana esculenta durchgeführt. Die Frösche stammten aus Weihern des benachbarten Elsass. In Basel lebten sie in metallenen Tanks, die von wenig Wasser durchspült wurden. Im Aufenthaltsraum der Tiere herrschte eine Temperatur von $+5°$ C sowie Dunkelheit. Durch die so erzwungene Hibernation überlebten die Frösche im allgemeinen ein halbes Jahr.

Zum Experimentieren wurden Tiere mit einem durchschnittlichen Gewicht von 35-40 g verwendet. Die Frösche wurden durch rasches Dekapitieren getötet und ihr Rückenmark ausgebohrt. Die Augenbulbi wurden sofort aus dem Schädel geschnitten und in eisgekühlte Ringerlösung für Kaltblüter gebracht. Dann wurden die Sklera und die Retina entfernt und die Linse vorsichtig herausgeschnitten, sodass die Iris nur mit der Hornhaut verbunden blieb. Auch die Cornea wurde hierauf durch einen kreisförmigen Schnitt von der Iris getrennt.

Histologische Untersuchung

Die Iris der beiden Rana-Arten ist eine flache, ovale Scheibe von beträchtlicher Beweglichkeit. Auch die Pupille ist annähernd elliptisch mit einer spitzen, ventralen Ausbuchtung. Diese Grundform bleibt erhalten, auch wenn die Pupille ihre Grösse verändert. In toto betrachtet, fällt die reiche Pigmentierung der Iris ins Auge. Auf dem dunklen Hintergrund des Melanins leuchtet das metallische Goldgelb der Iridocyten. Dieses findet sich geballt am Pupillarrand und ist im übrigen Teil der Iris unregelmässig verteilt. Rückwärtig, d.h. in vivo gegen die Linse gelegen, können mit einiger Mühe radiär verlaufende Fältelungen erkannt werden.

Die starke Pigmentierung des Irisgewebes verursachte grosse Schwierigkeiten bei der histologischen Untersuchung, sodass die Bleichung des Melanins nach Kopsch (Romeis 1928) an den aufgeklebten Schnitten nötig wurde. Die Färbbarkeit des Materials nach dieser Prozedur war minim; es wurde nur die einfache Eisenhämalaun-Benzopurpurin-Farbkombination gewählt. Im histologischen Präparat stellt die Froschiris eine schmale Gewebsschicht dar, die, mit Ausnahme des Pupillarsaumes, stark gefältelt ist. Praktisch in jeder Falte, auch im Irisstroma, liegen Blutgefässe. Eine spezifische Bildung scheinen die am dorsalen und ventralen

Pupillarrand gelegenen Pupillarknoten darzustellen. Nach WALLS (1963) dienen sie der Bewegung der Iris auf der Linse. Gegen die hintere Augenkammer bilden zwei Zellschichten den Abschluss: die pars iridica retinae und das eigentliche Pigmentepithel. Zur vorderen Augenkammer ist die Grenze undeutlich durch eine endothelartige Schicht angedeutet. Dazwischen liegt das Stroma, in das die schon erwähnten Blutgefässe sowie Melanocyten und Iridocyten und die glatte Muskulatur eingebettet sind. Am Pupillenrand liegt der relativ starke Verband des m. sphincter pupillae, dessen Muskelzüge zirkulär verlaufen. Im nicht gebleichten Schnitt erscheint diese Region vollständig von Melanin überdeckt. Gegen die Peripherie hin finden sich vereinzelt radiär liegende Muskelzellen des m. dilatator pupillae. Methylenblaufärbung und anschliessendes, vorsichtiges Bleichen lassen eine reiche Nervenversorgung der Iris erkennen.

EXPERIMENTELLE METHODEN

Die für die experimentellen Untersuchungen entwickelte Technik gestattete es, kleine Veränderungen der Pupillengrösse reproduzierbar darzustellen (Abb. 1). Die Iris wurde zu diesem Zweck in einer Kammer, deren Volumen 0,5 cm^3 betrug, auf vier Metallstacheln aufgehängt. Die Kammer wurde durch kleine Schläuche und einen Hahn mit einer auswechselbaren Injektionsspritze verbunden, die für das Durchströmen der Lösung sorgte. Die Pupillenöffnung der Froschiris lag zwischen zwei Plexiglasfenstern der Kammer. Veränderungen der Pupillenweite wurden indirekt mittels folgender Einrichtung beobachtet und gemessen: Unterhalb der Kammer befand sich als Lichtquelle eine starke Fadenlampe. Sie war mit einem Konstanter (GOSSEN, Modell 18) verbunden, der für eine gleichmässige Ausgangsspannung der Lampe sorgte. Die Lichtstrahlen wurden durch eine Linse gesammelt. Eine Schlitzscheibe, von einem Synchronmotor angetrieben besorgte die Zerlegung der Lichtstrahlen in Einzelsignale bestimmter Frequenz. Diese trafen schliesslich, nachdem sie die Pupillenöffnung und das obere Kammerfenster passiert hatten, auf ein Photoelement (Fa. PHILIPS). Die induzierte Spannung des Photoelements wurde auf einem Oszilloskop sichtbar gemacht. Die Empfindlichkeit des Systems wurde so gewählt, dass sich auch kleinste Lichtschwankungen, die durch Pupillenveränderungen hervorgerufen wurden, darstellen liessen. Vorversuche mit Blenden verschiedener Durchmesser ergaben eine lineare Abhängigkeit der vom Photoelement entwickelten Spannungen von der einfallenden Lichtmenge.

Für die schnell ablaufende Lichtkontraktion wurde statt des Oszilloskops ein kontinuierlich registrierender Kompensationsschreiber (W+W Electronic, Basel, HI-SPEED-RECORDER, Typ HU) gewählt. Die Zerlegung des Lichtes in Einzelsignale wurde damit überflüssig. Die Spannung, die dem Photoelement abgenommen wurde, konnte durch einen Potentiometer reduziert und der

Empfindlichkeit des Schreibers angepasst werden. Lichtdurchtritt durch die Pupille und entwickelte Spannungen des Photoelements standen, wie Vorversuche mit Blenden verschiedener Durchmesser zeigten, in einem linearen Abhängigkeitsverhältnis.

Die Kontraktionen wurden mittels einer Lupenlampe (BAUSCH & LOMB, 31-33-53) ausgelöst, die Beleuchtungsstärken von 922, 1592 und 1968 Lux lieferte.

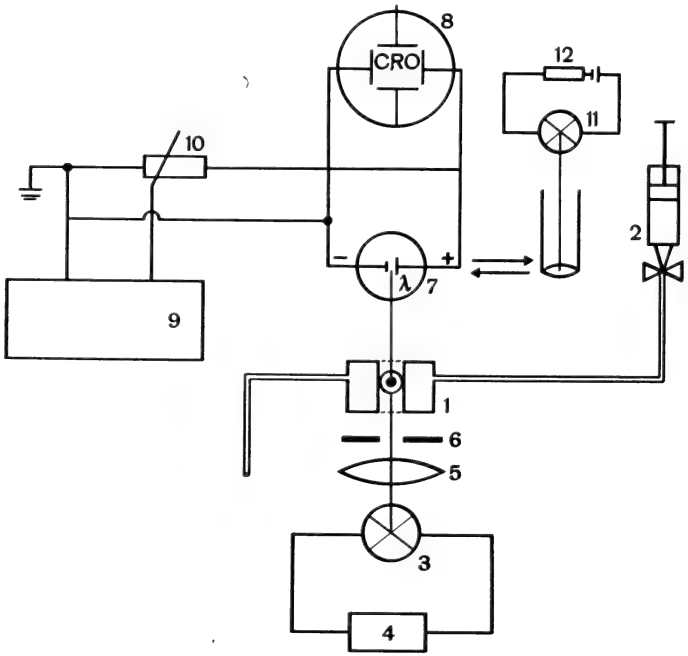


ABB. 1.

Anordnung zum Messen von Pupillenveränderungen der isolierten Froschiris. 1 Kammer, 2 Injektionsspritze, 3 Fadenlampe, 4 Konstanter, 5 Linse, 6 Schlitz, 7 Photoelement, 8 Oszilloskop, 9 Kompensationsschreiber, 10 Potentiometer, 11 Lupenlampe, 12 Schaltuhr.

Eine Beleuchtungsstärke von 65 Lux wurde durch Vorschalten eines Graufilters (KODAK, Wratten Gelatine Filter, 96) erreicht. Das Eichen der Lichtquelle geschah mit einem Luxmeter (AG für Messapparate, Bern). Die Reizlichtdauer konnte mittels einer Schaltuhr („Hirsch" BS 512, BAEUERLE & Söhne, St. Georgen) eingestellt werden. Durch das obere Fenster der kleinen Kammer wurde die Vorderfläche der Iris mit dem Reizlicht bestrahlt. Photoelement und Lupenlampe waren auf einem schwenkbaren Arm befestigt, der um eine Achse so bewegt werden konnte, dass sich Messinstrument oder Reizlichtquelle genau über dem Plexiglasfenster der Kammer befanden. Für die Zeit der Belichtung musste das Photoelement also ausgeschwenkt werden.

Die Ringerlösung, die gewöhnlich die Kammer mit der aufgehängten Iris durchspülte, hatte folgende Zusammensetzung: 116 mM NaCl; 2,7 mM KCl; 1,4 $CaCl_2 \times 2\ H_2O$; 11,1 mM Glukose. Als Puffer wurde ein Phosphatpuffer nach SOERENSEN verwendet. Der pH-Wert der Lösung betrug 7,0-7,2. Die Experimente fanden (so nicht anders vermerkt) bei Zimmertemperatur (etwa 22° C) statt.

Bezüglich Einzelheiten der Versuchsanordnung muss auf die speziellen Kapitel verwiesen werden.

I. CHARAKTERISIERUNG DER LICHTREAKTION

1. VERSUCHSBEDINGUNGEN

In dieser Versuchsreihe wurde die Abhängigkeit der Lichtreaktion der isolierten Iris von Intensität und Dauer des Reizlichtes untersucht. Als Beleuchtungsstärken wurden 65, 922, 1592 und 1968 Lux gewählt. Die Expositionszeiten wurden im Bereich zwischen 0,2 und 3,2 Sekunden sowie 15 Sekunden und 12 Minuten verändert. Pro Lichtdosis wurden die Iriden fünf bzw. drei verschiedener Tiere getestet. Die Experimente wurden im September 1966 und im Januar 1967 durchgeführt.

2. ALLGEMEINE CHARAKTERISIERUNG

Wird die Vorderfläche der Iris kurzfristig belichtet, so vollzieht das Organ eine rasche Kontraktion, die zu einer wesentlichen Verkleinerung der Pupillenfläche führt. Nach Ueberschreiten der Kontraktionsamplitude folgt eine exponentiell verlaufende Phase der Wiedererweiterung, die schliesslich im Verlauf einiger Minuten in der Ruhepupillenweite ausklingt. Abbildung 2 stellt die Nachzeichnung einer Originalkurve eines solchen Vorganges dar. Die Charakterisierung der Lichtreaktion gelang mit Hilfe dreier Kriterien (Abb. 2):

1) Kontraktionsamplitude (A). Sie wird in Prozent der Ruhepupillenweite ausgedrückt.

2) Kontraktionszeit (t_K). Es ist die Zeit, die zwischen Reizbeginn und maximaler Kontraktion verstreicht. Aus technischen Gründen konnte bei dieser Versuchsanordnung die Latenzzeit nicht bestimmt werden. Aus Kontraktionsamplitude und Kontraktionszeit wurde ein Quotient A/t_K gebildet, der als Mass für die Geschwindigkeit der Reaktion verwendet wird.

3) Halbwertszeit ($T_{A/2}$) der Relaxation. Sie erfasst die Zeit, die verstreicht, bis sich die Pupille um den halben Wert der Kontraktionsamplitude wiedererweitert hat.

Nach einigen Minuten im Dunkel der Kammer hat die Pupille im allgemeinen die Ausgangsweite zurückgewonnen. Zehn Minuten nach Auslösung des ersten Reizes kann ein neuer Reiz appliziert werden.

Bei Beleuchtung der hinteren Irisfläche reagiert das Organ nicht.

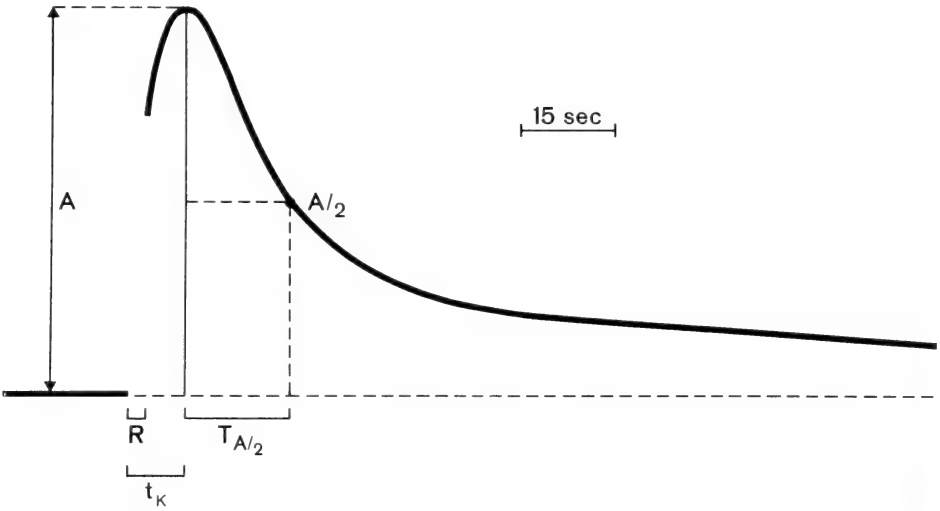


Abb. 2

Lichtreaktion der isolierten Froschiris.
A Kontraktionsamplitude, t_K Kontraktionszeit, $T_{A/2}$ Halbwertszeit der Relaxation, R Lichtreiz

3. Reizabhängigkeit der Reaktion

A) Die Kontraktionsamplitude (A)

Die Abhängigkeit der Kontraktionsamplitude von den vier Beleuchtungsstärken bei verschieden langen Expositionszeiten zeigt Abbildung 3. Für jeden der Lux-Werte wachsen die Amplitudengrössen mit steigender Reizdauer zuerst rasch und erreichen dann ein Maximum. Bei 65 Lux beträgt die maximale Kontraktionsamplitude rund 30% der Ruhepupillenweite, bei 1968 Lux erreicht die Iris eine maximale Kontraktion von rund 50%. Diese Reaktionen lassen sich auch durch eine verlängerte Reizdauer nicht mehr erhöhen.

Wird die Abhängigkeit der Kontraktionsamplitude vom Logarithmus des Produktes Beleuchtungsstärke x Expositionszeit dargestellt (Tab. 1, Abb. 4), so zeigt sich, dass die Amplitudengrösse zunächst linear zunimmt. Erst bei relativ hohen Reizen erreicht die Amplitude mit etwa 50% der Ruhepupillenweite eine obere Grenze. Die Kontraktionsamplituden der Organe, die langdauernden Reizen ausgesetzt waren, werden geringer, je länger das Licht die Iris getroffen hat (Tab. 1, Abb. 4).

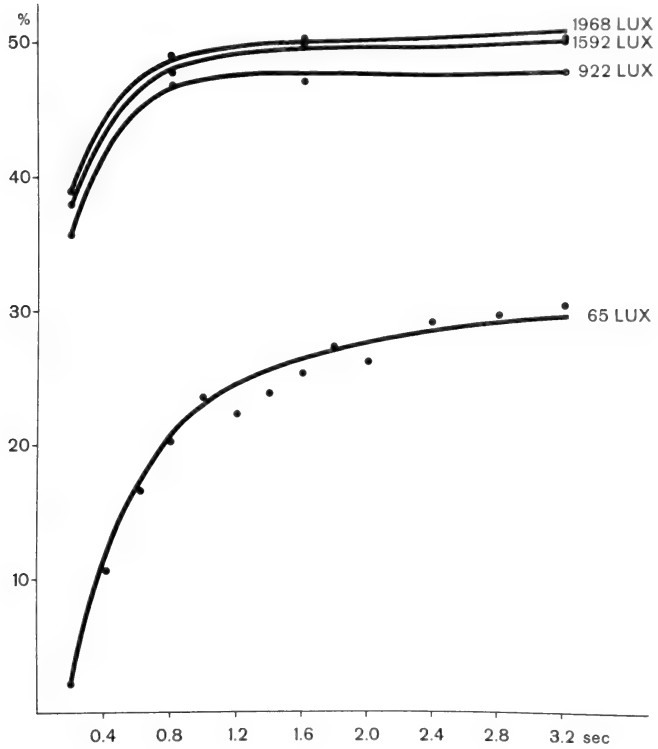


ABB. 3

Abhängigkeit der Kontraktionsamplitude von Beleuchtungsstärke und Expositionsdauer.

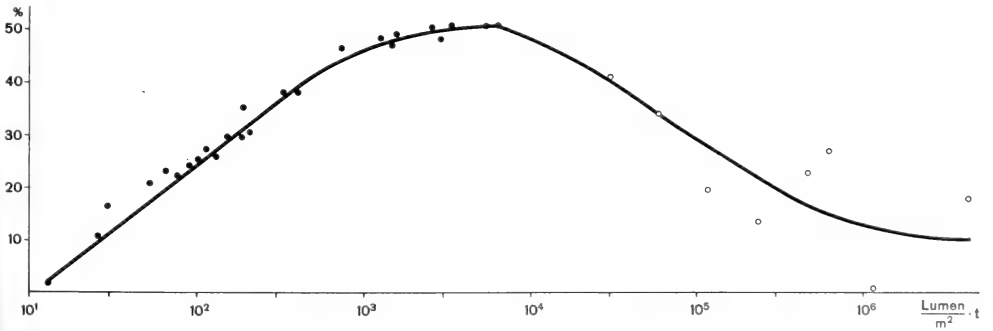


ABB. 4

Abhängigkeit der Kontraktionsamplitude von der Beleuchtungsstärke; semilogarithmische Darstellung.

B) Die Kontraktionszeit (t_K)

Die Kontraktionszeit (sec) nimmt ebenfalls mit steigender Reizdosis zu. Tabelle 1 zeigt, dass sich in einer ersten Gruppe (in der Tabelle mit * gekennzeichnet) die Werte zwischen 3,9 und 7,5 Sekunden, in einer zweiten Gruppe (in der Tabelle mit ** gekennzeichnet) zwischen 3,7 und 5,3 Sekunden bewegen. Abbildung 5 lässt die lineare Abhängigkeit der Kontraktionszeit vom Logarithmus der Reizgrösse erkennen. Die beiden Gruppen von Zeitwerten werden unten diskutiert werden.

Die Kontraktionsgeschwindigkeit (A/t_K) ist im untersuchten Reizstärkebereich für eine Tiergruppe (Tab. 1 * oder **) jeweils konstant (Abb. 5).

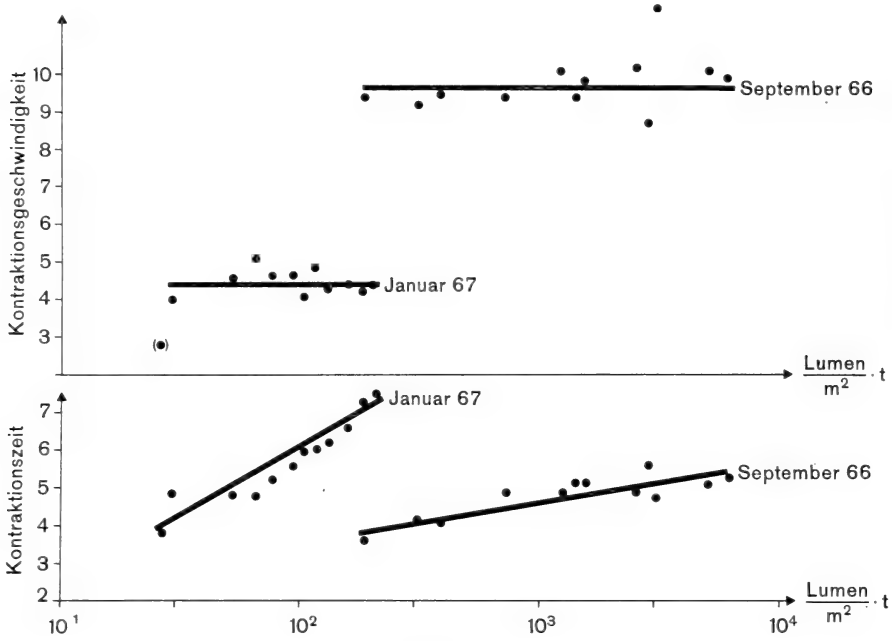


ABB. 5

Abhängigkeit der Kontraktionszeit und der Kontraktionsgeschwindigkeit von der Beleuchtungsstärke. Semilogarithmisch.

C) Die Halbwertszeit der Relaxation ($T_{A/2}$)

Die Halbwertszeit der Relaxationsphase (Tab. 1) zeigt im Gegensatz zu den Werten der beiden anderen Kriterien keine Abhängigkeit von der Grösse des Lichtreizes. In der durch * markierten Gruppe beträgt die Halbwertszeit zwischen 10,9 und 16,9 sec, im Durchschnitt 14,6 sec; in der durch ** bezeichneten Gruppe beträgt sie zwischen 9,2 und 12,1 sec, durchschnittlich 11,5 sec.

TABELLE 1

Die Lichtreaktion der isolierten Froschiris

	Reiz Lumen × t / m²	Kontraktionsamplitude (%) $\bar{x}$	±s	Kontraktionszeit (sec) $\bar{x}$	±s	Halbwertszeit der Relaxation (sec) $\bar{x}$	±s
1*	26	10,6		3,9		10,9	
2*	29	16,9	± 5,8	4,8	±1,3	14,5	±2,5
3*	52	20,6		4,8		15,0	
4*	65	23,4		4,8		14,1	
5*	78	22,3	± 5,6	5,2	±1,2	14,7	±2,6
6*	91	24,5		5,6		15,3	
7*	104	25,4		6,0		14,4	
8*	117	27,3	± 6,7	6,0	±1,1	14,6	±1,6
9*	130	26,3		6,2		14,3	
10*	156	29,3	± 6,9	6,8	±1,1	15,9	±1,7
11*	182	29,8		7,2		15,0	
12**	184	35,7	±11,4	3,7	±0,2	9,8	±2,1
13*	208	30,6		7,5		16,9	
14**	318	38,1	± 8,4	4,1	±0,7	11,6	±3,4
15**	392	38,9	±12,1	4,1	±0,5	11,1	±2,7
16**	737	46,8	±10,3	4,9	±0,2	9,3	±3,9
17**	$1{,}3 \times 10^3$	48,3	± 8,9	4,8	±0,3	11,1	±3,4
18**	$1{,}5 \times 10^3$	47,8	±10,2	5,1	±0,3	10,7	±2,7
19**	$1{,}6 \times 10^3$	49,1	± 9,6	5,1	±0,5	10,2	±3,2
20**	$2{,}6 \times 10^3$	50,3	±11,6	4,9	±0,3	12,1	±2,8
21**	$2{,}9 \times 10^3$	48,4	±11,3	5,6	±0,4	11,6	±2,6
22**	$3{,}2 \times 10^3$	50,8	± 7,5	4,7	±0,7	10,6	±2,4
23**	$5{,}3 \times 10^3$	50,9	±12,1	5,1	±0,6	9,2	±1,6
24**	$6{,}3 \times 10^3$	51,0	± 8,9	5,3	±0,9	10,9	±2,6
25	$3{,}0 \times 10^4$	41,1					
26	$6{,}0 \times 10^4$	34,0					
27	$1{,}2 \times 10^5$	19,9					
28	$2{,}4 \times 10^5$	13,7					
29	$4{,}7 \times 10^5$	23,1					
30	$6{,}3 \times 10^5$	27,3					
31	$1{,}2 \times 10^6$	0,9					
32	$1{,}4 \times 10^6$	18,0					

4. JAHRESZEITLICHE SCHWANKUNGEN

Die Experimente, deren Werte in Tabelle 1 dargestellt sind, wurden zwar unter gleichen experimentellen Bedingungen, jedoch zu verschiedenen Jahreszeiten durchgeführt. Die eine Gruppe wurde im September 1966 untersucht (mit ** gekennzeichnet), die andere im Januar 1967 (mit * gekennzeichnet); es handelte sich also um die Iriden von Sommer- und Winterfröschen.

Die beiden Tiergruppen zeigen unterschiedliche Steilheit des Anstieges der Kontraktionszeit mit der Reizstärke: Die Organe der Winterfrösche reagieren langsamer und ihre Kontraktionszeitzunahme ist steiler mit steigender Reizstärke als die der Septemberfrösche (Abb. 5).

5. Diskussion

Die Reaktion der isolierten Froschiris auf Licht ist, wie auch verschiedene andere Autoren festgestellt haben, ein leicht auszulösender Effekt (vgl. Einleitung).

Das einem Versuchsprotokoll entnommene Bild der Lichtreaktion lässt eine Uebereinstimmung mit den Pupillogrammen menschlicher Pupillenreflexe erkennen (Drischel 1957, Hornung & Stegemann 1963). Diese Autoren haben mit einer vergleichbaren Methodik die Dynamik des menschlichen Pupillarreflexes in vivo untersucht. Im Vergleich zu ihren Ergebnissen sind an der isolierten Froschiris die Geschwindigkeiten der Reaktion deutlich langsamer. Besonders diejenige der Erweiterungsphase ist wesentlich geringer. Eine solche Differenz könnte ihre Ursache in der unterschiedlichen Temperatur des menschlichen Auges in vivo und der in vitro untersuchten Froschiris haben. Die qualitative Uebereinstimmung der Pupillogramme von Mensch und isolierter Froschiris unterstützt die Annahme, dass der Lichtkontraktion der isolierten Froschiris Elemente zugrunde liegen, welche dem zentralgesteuerten Pupillarreflexbogen funktionell gleichwertig sind.

Die Kontraktionsamplitude zeigt eine annähernd log.-lineare Dosisabhängigkeit. Eine solche Abhängigkeit haben auch Hornung und Stegemann für den menschlichen Pupillarreflex festgestellt. Bei höheren Reizdosen erreicht die Amplitudengrösse eine Sättigung. Uebersteigt die Reizdauer einen gewissen kritischen Wert, so vermindert sich die Kontraktionsamplitude wieder. Ob dieses Verhalten ein Indiz für einen Adaptionsmechanismus ist, kann anhand der vorliegenden Ergebnisse nicht entschieden werden. Hinweise dafür sind jedoch aus den in Abbildung 3 dargestellten Resultaten ablesbar. Vielleicht ist die Verminderung der Kontraktionsamplitude jedoch auf eine Erschöpfung eines energieliefernden Systems unter der langdauernden Vorbeleuchtung zurückzuführen (vgl. auch Kapitel III).

Die Kontraktionszeit zeigt innerhalb der beiden Gruppen von Januar- und Septembertieren eine log.-lineare Abhängigkeit von der Reizdosis. Die Werte sind jedoch bei den Iriden der Winterfrösche höher als bei denen der Septembertiere. Im Gegensatz zur Kontraktionsamplitude konnte mit der angewandten Methode kein Maximalwert der Kontraktionszeit gefunden werden.

Die Halbwertszeit der Erweiterungsphase verändert sich bei steigendem Reiz nicht. Die Organe der Januartiere zeigen eine Tendenz zu höheren Werten als die der Septemberfrösche.

Die beschriebenen saisonalen Unterschiede betreffen interessanterweise nicht die Kontraktionsamplitude, sondern die Kontraktionszeit und die Relaxationsphase, also nicht das Ausmass, sondern die Geschwindigkeit der Kontraktion und der Restitutionsphase. Daraus kann geschlossen werden, dass Winter- und Sommerfrösche zwar gleiche Lichtempfindlichkeit zeigen, jedoch der Kontrak-

tionsablauf und die Relaxation beim Winterfrosch langsamer vor sich gehen. Dies deutet auf Stoffwechselunterschiede zwischen den beiden Populationen hin, die auch in der klimatischen Isolation beibehalten werden.

II. TEMPERATURABHAENGIGKEIT DER LICHTREAKTION

Die in Kapitel I dargestellten Befunde haben gezeigt, dass Kontraktionsamplitude, Kontraktionszeit und Erholungsphase sich unter verschiedenen Bedingungen unterschiedlich verhalten; daraus kann vorsichtig auf unterschiedliche Verknüpfung von Stoffwechselvorgängen mit den verschiedenen Phasen des Pupillarreflexes geschlossen werden. Die im Folgenden dargestellten Versuche sollten eine weitere Differenzierung der einzelnen Phasen ermöglichen.

1. Versuchsbedingungen

Die Iriden wurden von Ringerlösung verschiedener Temperaturen umspült. Eine Temperaturkontrolle erfolgte mit Hilfe eines elektrischen Universalthermometers (Typ TE 3, Ellab, Kopenhagen). Durch dosierte Eiswasserkühlung wurde die Ringerlösung auf eine um 10° C geringere Temperatur gebracht, als die gleiche Lösung bei Zimmertemperatur aufwies. Ein- und ausgangs der kleinen Kammer, in der das Organ aufgehängt war, wurde die Temperatur der Lösung beständig kontrolliert, um eventuelle Abweichungen sofort korrigieren zu können.

An den Iriden wurden nach einer dreissigminütigen Ruheperiode mittels konstanter Reizdosen je fünf Lichtkontraktionen bei beiden Temperaturen ausgelöst. Alternierend begann die Versuchsreihe bei höherer oder bei niedriger Temperatur. Im Mittel lagen die Temperaturwerte bei 22° C bzw. 12° C.

2. Der Temperaturquotient

Die Temperatur beeinflusst die Geschwindigkeit einer Reaktion. Diese Abhängigkeit wird in der Arrheniusschen Gleichung formuliert:

$$k = A\, e^{-\mu/RT}$$

(k = Geschwindigkeitskonstante, A = Konstante, e = Basis der natürlichen Logarithmen, μ = Aktivierungsenergie, für jede Reaktion konstant, R = Gaskonstante, T = absolute Temperatur).

Der Quotient der Geschwindigkeitskonstanten bei zwei Temperaturen, die um 10°C differieren, entspricht dem Q_{10}-Wert. Im biologischen Experiment werden statt der Geschwindigkeitskonstanten die Reaktionsgrössen gesetzt. Aus der Beziehung, die zwischen dem Temperaturquotienten Q_{10} und der Arrheniusschen Gleichung besteht, folgt, dass Q_{10} sich mit der Temperatur verändert. Deshalb

müsste, um eine Reaktion zu charakterisieren, die Abhängigkeit der Reaktionsgrössen von mehreren Temperaturen untersucht werden. Als blosse Vergleichsgrundlage von Reaktionen, deren Grössen bei physiologischen Temperaturen gemessen wurden, ist Q_{10} jedoch ausreichend.

Nach VAN'T HOFF lässt sich der Quotient der Reaktionsgrössen folgendermassen bilden:

$$Q_{10} = \frac{L_1^{\left(\frac{10}{t_1 t_2}\right)}}{L_2}$$

$$\log Q_{10} = \frac{10\,(\log L_1 - \log L_2)}{t_1 - t_2}$$

(L_1 = Reaktionsgrösse bei der Temperatur t_1; L_2 = Reaktionsgrösse bei der Temperatur t_2).

Für jedes der drei Kriterien (Kontraktionsamplitude, Kontraktionszeit und Halbwertszeit der Relaxation) wurde nach dieser Regel Q_{10} berechnet.

3. ERGEBNISSE

Plötzliche Temperaturänderungen der Ringerlösung führten in einem Falle zu einer Kontraktion, in vier Fällen zu einer Dilatation der Iris. Nach fünf bis zwanzig Minuten stabilisierte sich die Pupillenweite wieder; erst dann wurde die Lichtreaktion ausgelöst. Die Ergebnisse der Untersuchungen an den Iriden von fünf Tieren sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Die Kontraktionsamplitude ändert sich unter dem Einfluss wechselnder Temperatur nicht, ihr Q_{10} beträgt im Mittel 0,958. Die Kontraktionszeit hat einen Q_{10} von 1,654; sie wird also, wenn die Temperatur um 10°C gesenkt wird, etwas verlängert. Dagegen wird die Erweiterungsphase durch die Temperatursenkung sehr stark beeinflusst; ihr mittlerer Q_{10} beträgt 2,442.

TABELLE 2

Q_{10}-Werte der Lichtreaktion. Temperatur 22° C → 12° C

	Kontraktions-amplitude	Kontraktions-zeit	Relaxation $T_{A/2}$
	0,855	1,526	2,605
	0,973	1,757	2,107
	0.997	1,981	2,688
	0,908	1,490	1,895
	1,057	1,516	2,918
x	0,958	1,654	2,442

4. Diskussion

Für chemische Reaktionen ergeben sich Q_{10} -Werte zwischen 2 und 4. Physikalische Phänomene (z.B. Diffusion) zeigen Q_{10} -Werte von 1,1 bis 1,4. Photochemische Primärreaktionen weisen keine Temperaturabhängigkeit auf; sie besitzen einen Q_{10} von 1 (Precht 1955).

Die Kontraktionsamplitude zeigt einen Q_{10} von 1. Eine solche Temperaturunabhängigkeit ist auffallend. Aus ihr folgt, dass die Grösse der Reizantwort nur durch eine Reaktion vom Typ des photochemischen Primärprozesses bestimmt wird. Stoffwechselprozesse können am Ausmass der Reizantwort nicht begrenzend beteiligt sein. Diese Sachlage stimmt überein mit der in Kapitel I gefundenen Unabhängigkeit der Kontraktionsamplitude von saisonalen Schwankungen. Möglicherweise stammt die Kontraktionsenergie aus einem grossen Energiepool.

Q_{10} der Kontraktionszeit beträgt 1,7. Er gehört damit weder zu den für physikalische noch zu den für chemische Reaktionen typischen Werten. Vielleicht ist es jedoch nicht ganz auszuschliessen, dass es nach physikalischem Reaktionstyp ablaufende Vorgänge gibt, deren Q_{10} die oben genannten Normen etwas überschreitet. Der Q_{10} -Wert, den Hodgkin un Keynes (1955) für einen stoffwechselunabhängig verlaufenden Vorgang, nämlich für den Natrium-Influx am Sepia-Axon, ermittelten, liegt mit 1,4 auch an der oberen Grenze. Stoffwechselprozesse scheinen, dem Quotienten von 1,7 nach zu schliessen, in dieser Phase des Reaktionsablaufes eine relativ geringe Rolle zu spielen. Die temperaturbedingte Verlangsamung der Kontraktionszeit hat möglicherweise mehrere Ursachen: Erstens wäre denkbar, dass die Viskosität des kontraktilen Eiweisses durch Senkung der Umgebungstemperatur herabgesetzt und so die Muskelkontraktion verzögert, bzw. die Kontraktionszeit verlängert wird. Zum zweiten könnte es sein, dass die Temperatursenkung die Erregungsbildung und -leitung verlangsamt und Q_{10} der Kontraktionszeit damit entsprechend erhöht wird.

Die Wiedererweiterungsphase der Irisreaktion zeigt einen Q_{10} -Wert von 2,4. Aus dieser relativ grösseren Temperaturabhängigkeit kann geschlossen werden, dass das Reaktionsgeschehen dieser Phase in höherem Masse von Stoffwechselvorgängen beeinflusst ist.

Diese kurze Differenzierung der Lichtreaktion mittels der Temperaturänderung erlaubt, folgende Vorstellung vom Geschehen zu entwerfen: Während der Relaxation verlaufen Stoffwechselprozesse; eventuell werden in dieser Reaktionsphase Energiereserven geschaffen, die bei weiteren Lichtreizen neue Kontraktionen ermöglichen. Die Zeit, die bis zur maximalen Kontraktion verstreicht, wird wahrscheinlich von Potentialänderungen an den erregbaren Membranen mitbestimmt. Die Kontraktionsamplitude scheint weitgehend unabhängig von der Temperatur zu sein. Es kann angenommen werden, dass der Kontraktionsamplitude eine photochemische Reaktion zugrundeliegt. Ob sich weitere Anzeichen für einen solchen Reaktionstyp finden lassen, soll im nächsten Kapitel untersucht werden.

III. BEEINFLUSSUNG DER LICHTREAKTION DURCH LANGDAUERNDE VORBELEUCHTUNG

Wie eben gezeigt, wird die Amplitude der Lichtkontraktion durch einen photochemischen Prozess bestimmt. Ein solcher Prozess setzt die Existenz einer photolabilen Verbindung, die das Licht zu absorbieren vermag, voraus. Ein supramaximaler Lichtreiz müsste die Konzentration eines solchen photolabilen Stoffes herabsetzen, sodass die Photosensibilität der Iris verändert würde. Deshalb soll im Folgenden der Einfluss langdauernder, intensiver Beleuchtung auf die nachfolgende Lichtreaktion untersucht werden.

1. Versuchsbedingungen

Nach der auf Seite 802 beschriebenen Präparation wurden die Iriden 30 Minuten lang in der dunklen, von Ringerlösung durchströmten Kammer gelassen. Danach wurden zwei oder drei Kontrollreaktionen ausgelöst (1968 Lux, 1,6 Sekunden). Waren die Reaktionen der Organe von gleicher Grösse, so wurden sie mit 1968 Lux während 15 Sekunden bis 12 Minuten belichtet. Einer solchen Vorbeleuchtung schloss sich wiederum eine fünfminütige Dunkelperiode an, worauf das Organ mit 1968 Lux während 1,6 Sekunden gereizt wurde. Dieser Reiz wurde, in zehnminütigem Abstand, sechsmal wiederholt.

Neben der Kontraktionsamplitude und der Halbwertszeit der Relaxation wurde in dieser Versuchsreihe die Kontraktionsgeschwindigkeit, der Quotient aus Kontraktionsamplitude und Kontraktionszeit, als Kriterium benützt (vgl. Kapitel I 2).

Die Ergebnisse des vorliegenden Kapitels stellen Mittelwerte aus Versuchen mit den Iriden je dreier Tiere dar.

2. Ergebnisse

Wird die isolierte Iris nach langdauernder Vorbeleuchtung durch einen kurzen Lichtreiz erneut gereizt, so ist die *Kontraktionsamplitude* im Vergleich zu ihrem Kontrollwert vermindert, und zwar abhängig von der Dauer der vorhergehenden Beleuchtung. Mit zunehmender Dauer der Vorbeleuchtung verringert sich die Kontraktionsamplitude anfänglich (zwischen fünfzehnsekündiger und vierminütiger Vorbeleuchtung) nur langsam; zwischen acht- und zwölfminütiger Vorbeleuchtung verringert sie sich rasch (Abb. 6). Wird die Iris während fünfzehn Sekunden beleuchtet, so erzeugt ein anschliessender kurzer Lichtreiz eine Kontraktion, deren Amplitude gegenüber dem Kontrollwert um 3,9% verringert ist. Zwölf Minuten Vorbeleuchtung bewirken, dass die anschliessende Testkontraktion

um 90,6% gegenüber dem Kontrollwert verringert ist (Tab. 3). Diese starke Abnahme kommt -wie eine Temperaturkontrolle zeigte- nicht etwa durch eine Erwärmung der Ringerlösung zustande.

TABELLE 3

Einfluss vorgängiger Beleuchtung auf die Lichtreaktion

Vorbeleuchtung	Hemmung der Kontraktion		Veränderung der $T_{A/2}$
	Amplitude %	Geschwindigkeit %	%
15 sec	3,9	0	— 10,4
30 sec	14,1	10,0	+ 5,4
60 sec	20,5	3,3	+ 11,5
2 min	22,8	1,3	+ 18,0
4 min	28,6	6,9	+ 35,3
8 min	54,7	30,9	+149,8
10 min	55,6	42,6	+ 33,8
12 min	90,6		

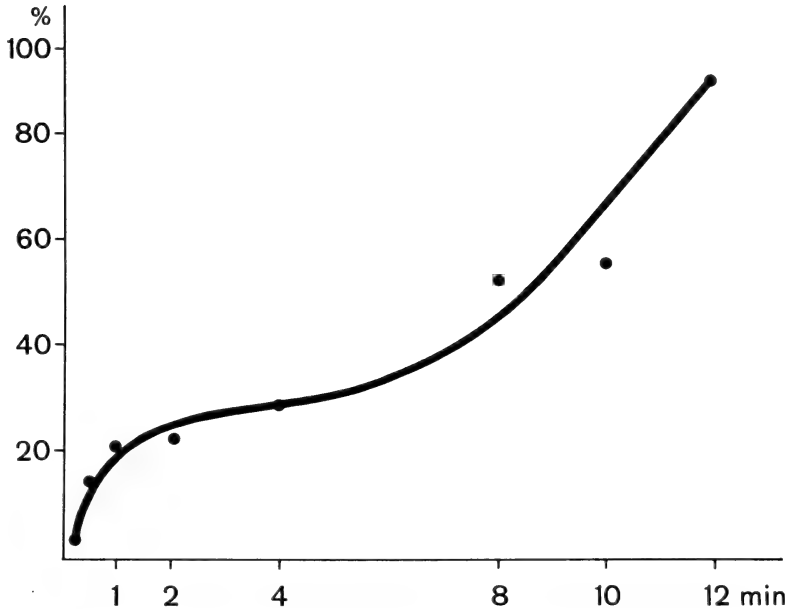


ABB. 6

Hemmung der Kontraktionsamplitude durch vorgängige Beleuchtung.

Die weiteren kurzen Lichtreize erzeugen Iriskontraktionen, deren Amplituden mit jedem Reiz grösser werden. Beim sechsten dieser Reize erreichen die Kontraktionsamplituden wieder ungefähr den Wert, den die Kontrollreaktionen vor

der langdauernden Beleuchtung gezeigt hatten. Ist die Iris zwölf Minuten vorbeleuchtet worden, so nimmt bei den folgenden kurzen Reizen die Kontraktionsamplitude nur geringfügig zu. Der sechste der kurzen Lichtreize erzeugt eine Kontraktionsamplitude, die erst 16% des Kontrollwertes ausmacht.

Die *Kontraktionsgeschwindigkeit* (A/t_K) vermindert sich ebenfalls mit zunehmender Vorbeleuchtungsdauer. Die *Relaxation* zeigt bis acht Minuten Vorbeleuchtung eine Zunahme von $T_{A/2}$; nach zehn Minuten jedoch wieder eine Beschleunigung (Tab. 3). Beide Grössen konnten in den Versuchen mit zwölf Minuten Vorbeleuchtung nicht mit genügender Genauigkeit bestimmt werden und sind deshalb in Tabelle 3 nicht angeführt.

3. Diskussion

Die Versuche zeigen, dass sowohl die Kontraktion als auch die Relaxation des Irismuskels durch die Vorbeleuchtungsdauer beeinflusst werden. Im vorhergehenden Kapitel ist aufgrund des Temperaturverhaltens die Idee entwickelt worden, dass die Kontraktionsamplitude durch einen photochemischen Prozess bestimmt sein könnte. Im Sinne dieser Vorstellung lassen sich auch die eben mitgeteilten Beobachtungen interpretieren: Zunehmende Vorbeleuchtung führt zu wachsender Abschwächung des die Kontraktionsamplitude bestimmenden Primärprozesses. Als Ursache dieser Abschwächung kann z.B. das Ausbleichen eines photolabilen Stoffes angenommen werden. Die Abschwächung kann aber auch durch die Depletion eines Energiedepots im sensorischen Teil des Reflexbogens entstehen. Um diese zwei Möglichkeiten zu unterscheiden, müssten Messungen des Q_{10} der Kontraktionsabnahme unter variierter Vorbeleuchtung zur Verfügung stehen. Sie können in dieser Arbeit wegen methodischer Schwierigkeiten jedoch nicht erhoben werden.

Der Fähigkeit der Iris, auf einen Lichtreiz wiederholt zu reagieren, muss ein Resynthesevermögen für die postulierte photolabile Substanz zugrunde liegen. Ein Hinweis auf einen solchen Vorgang ergibt sich aus der Tatsache, dass die durch Vorbeleuchtung verminderte Kontraktionsamplitude bei den folgenden, in zehn Minuten Abstand ausgelösten Lichtreaktionen wieder zunimmt. Im Verlauf einer Stunde kehrt sie auf annähernd den Wert der Kontraktionsamplitude vor der langdauernden Beleuchtung zurück. Lediglich nach zwölf Minuten Vorbeleuchtung vermag die Iris nicht mehr in dieser Art zu reagieren. Offenbar wird bei der gewählten Reizintensität bei zwölfminütiger Reizdauer eine quasi irreversible Erschöpfung erreicht.

Die Kontraktionsgeschwindigkeit zeigt wie die Amplitude eine Hemmung in Abhängigkeit von der Dauer der Vorbeleuchtung. Diese Veränderung steht in merkwürdigem Kontrast zu der in Kapitel I festgestellten Konstanz der Geschwindigkeit. Die Ergebnisse des vorliegenden Kapitels lassen vermuten, dass die

Vorbeleuchtung, sei es durch Ausbleichen, sei es durch Abbau eines Energiedepots, die Erregbarkeit der lichtempfindlichen Strukturen herabsetzt und dass dadurch die Geschwindigkeit der Kontraktion vermindert wird. Wegen der parallelen Abnahme der Amplitude und der Geschwindigkeit bleibt die Kontraktionszeit im untersuchten Bereich annähernd konstant. Auch das scheint zunächst den Ergebnissen des Kapitels I zu widersprechen. Dort hat sich die Kontraktionszeit mit der Amplitude in Abhängigkeit von der Reizgrösse verändert. Bei der vorliegenden Versuchsreihe bleibt der Lichtreiz konstant. Die Aenderung der Amplitude muss auf die Vorbeleuchtung zurückgeführt werden. Daraus scheint zu folgen, dass die Kontraktionszeit nur von der Grösse des Reizes abhängt und dass die Aenderung der Geschwindigkeit die gleichen Ursachen hat wie die Veränderung der Amplitude.

Es ist anzunehmen, dass die resynthetischen Vorgänge nach langdauernder Beleuchtung mit einem grösseren Energiebedarf ablaufen als unter den Bedingungen der unbeeinflussten Kontraktion. Die Stoffwechselprozesse, die damit verknüpft sein mögen, laufen wahrscheinlich während der Relaxation der Iris ab und überlagern sich mit denjenigen, die zur Dilatation der Pupille führen. Durch diese erhöhte Aktivität könnte die Verlängerung der Halbwertszeit nach der Vorbeleuchtung bedingt sein.

Ob die photosensible Substanz in der Froschiris mit dem Rhodopsin identisch ist, kann anhand der hier vorgelegten Befunde nicht diskutiert werden. Alle Autoren, die sich mit diesem Problem an der isolierten Iris beschäftigen, gehen von der Annahme aus, die Grösse der Photosensibilität des Gewebes in einem bestimmten Bereich sichtbaren Lichtes stimme mit dem Absorptionsvermögen des photorezeptiven Stoffes überein. Sie versäumen es, eventuelle Filterwirkungen anderer Pigmente, z.B. des Melanins, zu berücksichtigen. Allerdings scheint für den Aal (MAGNUS 1899) und den Frosch (BARR & ALPERN 1963) eine Aehnlichkeit zwischen den Kurven für die spektrale Empfindlichkeit der Irisreaktion und der Lichtabsorption des Rhodopsins aus der Netzhaut dieser Tiere vorzuliegen, VAN HERK (1928) findet ein Maximum der Lichtreaktion bei Wellenlängen von 500-530 nm. In den Wellenlängenbereich von etwa 550 nm fällt auch das Maximum der Lichtabsorption des Rhodopsins. Dagegen gelangt WEALE (1956) unter Berücksichtigung der Reflexion der Strahlen an den Iridocyten der Irisvorderfläche zu einem anderen Ergebnis: Die Froschiris kontrahiert am stärksten nach Lichtreizen mit Wellenlängen von etwa 420 nm. Nach STEINACHS Untersuchungen (1892) besitzt die isolierte Froschiris im Bereich von 430-480 nm die grösste Lichtempfindlichkeit. Der Autor sieht aufgrund seines Befundes im Melanin eine mögliche photorezeptive Substanz.

Sicherlich muss die Frage nach dem Pigment, das u.U. zur Auslösung der Lichtreaktion führt, von einer anderen, vielleicht von der biochemischen Seite her angegangen werden, um einer Antwort näher zu führen.

IV. IONENMILIEU UND LICHTREAKTION

Die bisherigen Untersuchungen erfolgten unter physiologischen Bedingungen, um die Reagibilität des Irisgewebes möglichst normal zu erhalten. Im Folgenden sollte geprüft werden, wie sich Verschiebungen im ionalen Milieu auf die ausgewählten Messgrössen des Pupillenreflexes auswirken. Zwei Bestandteile der Ringerlösung, Calcium und Kalium, wurden systematisch variiert. Die Calciumkonzentration wurde sowohl vermindert als auch vermehrt. Für die Variation des Calciumgehaltes der Ringerlösung sprach die bekannte Verknüpfung dieses Ions mit dem Kontraktions- und dem Relaxationsvorgang und seine Bedeutung für die Membranpermeabilität. Die Erhöhung der Kaliumkonzentration wurde gewählt wegen der depolarisierenden Wirkung, die diese Massnahme auf die Membran hat.

1. Versuchsbedingungen

Die Iriden der Frösche wurden wie bisher in physiologischer Ringerlösung präpariert und in der durchspülten Kammer aufgehängt. Für die Versuchsserien wurde die Ringerlösung durch Zugabe von Calcium- und Kaliumsalzen verändert.

A) Variationen des Calciumgehaltes

a) *Calciumfreie Ringerlösung*. Die Iris war dreissig Minuten in dieser Lösung. Anschliessend wurden in zehnminütigem Abstand Pupillenreaktionen durch Licht verschiedener Intensität ausgelöst (Tab. 4, Abb. 7).

b) Die Iris war fünf Minuten in *calciumfreier Ringerlösung*; alsdann wurden in zehnminütigem Abstand Testreaktionen durch Lichtreize konstanter Grösse ausgelöst (Tab. 5*b*).

c) Die Iris war dreissig Minuten in *calciumfreier Ringerlösung*. Anschliessend wurden mit konstanter Reizgrösse in zehnminütigem Abstand Lichtreaktionen ausgelöst (Tab. 5*c*).

Tabelle 4

Calciumfreie Ringerlösung (Verweildauer: 30 min.)

Reiz $\frac{\text{Lumen} \times t}{m^2}$	Kontraktion			Relaxation $T_{A/2}$ (sec)
	Amplitude (%) $\bar{x}$ $\pm s$	Zeit (sec)	Geschwindigkeit (%/sec)	
184	11,1 $\pm$ 6,7	4,2	2,6	16,1
737	20,0 $\pm$ 7,4	5,8	3,4	17,3
2547	23,2 $\pm$ 13,0	6,9	3,4	19,9
3149	43,1 $\pm$ 12,3	6,6	6,5	16,1

d) Nach dreissigminütiger Ruheperiode in Ringerlösung mit *zehnfach erhöhter Calciumkonzentration* wurden in zehnminütigem Abstand die Pupillenreaktionen mit Licht unterschiedlicher Intensität getestet (Tab. 6, Abb. 7).

Die Anzahl der untersuchten Iriden betrug in jeder der vier Versuchsgruppen fünf pro Lichtdosis.

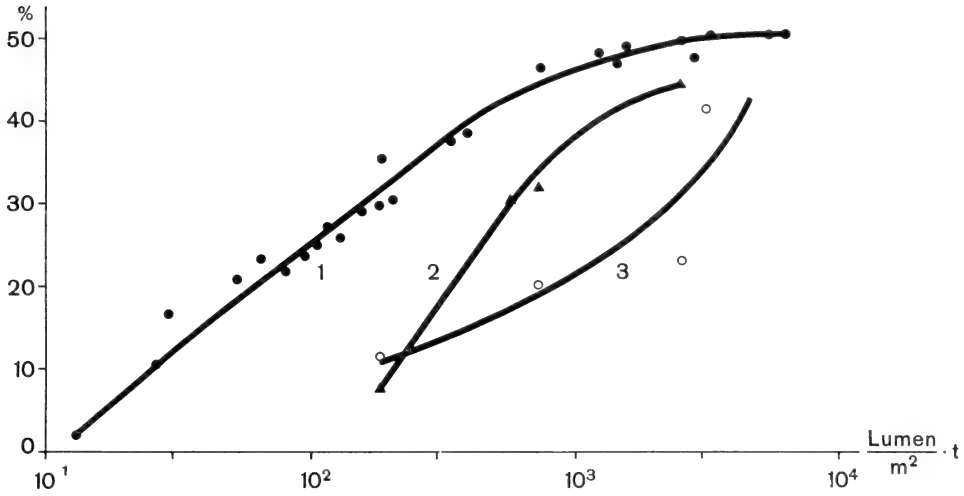


ABB. 7

Abhängigkeit der Kontraktionsamplitude vom Calciumgehalt der Ringerlösung; semilogarithmische Darstellung.
1 normale Ringerlösung. 2 Ca. × 10-Ringerlösung. 3 Ca-freie Ringerlösung.

TABELLE 5

Calciumfreie Ringerlösung

Verweildauer (min)	Kontraktionsamplitude (%)	
	b	c
5	51,6	
15	50,9	
25	49,2	
30		43,1
35	48,3	
40		40,4
45	47,0	
50		38,3
55	45,0	
60		37,1
65	43,1	

TABELLE 6

Erhöhung der externen Calciumkonzentration

Reiz $\frac{\text{Lumen} \times t}{m^2}$	Kontraktion Amplitude (%) x ±s	Zeit (sec)	Geschwindigkeit (%/sec)	Relaxation $T_{A/2}$ (sec)
184	7,7 ± 3,5	4,2	1,8	14,5
553	30,7 ±15,0	5,8	5,3	15,6
737	32,2 ±13,8	6,8	4,7	13,9
2547	45,2 ±11,4	7,2	6,3	13,7

B) Variationen des Kaliumgehaltes

Einer dreissigminütigen Ruhepause in physiologischer Ringerlösung folgten drei Kontrollreaktionen, die mit konstanter Reizdosis ausgelöst wurden. Dem schloss sich eine fünfminütige Ruheperiode in Ringerlösung mit *erhöhtem Kaliumgehalt* an. Alsdann wurden in zehnminütigem Abstand drei Testreaktionen mit konstantem Lichtreiz ausgelöst. Die Kaliumkonzentrationen betrugen 2,7 mM (physiologisch), 13,5 mM und 29,7 mM KCl (Tab. 7, Abb. 8).

Es wurden die Iriden von acht Fröschen getestet.

TABELLE 7

Erhöhung der externen Kaliumkonzentration (Verweildauer : 35 min.)

KCl-Konz. mM	Veränderung der Pupillenweite (%)	Kontraktion Amplitude (%)	Geschwindigkeit (%)	Relaxation $T_{A/2}$ (%)
13,5	—35,7	—15,5	—17,9	+3,0
29,7	—55,7	—33,9	—27,1	+5,4

2. ERGEBNISSE

Wird die isolierte Iris nach dreissigminütiger Verweildauer in *calciumfreier Ringerlösung* mit steigenden Lichtmengen gereizt, so nimmt die Kontraktionsamplitude zu (Tab. 4). In Abbildung 7 wird diese Relation zum Vergleich neben der Dosiswirkungskurve der Lichtkontraktionsamplituden in physiologischer Ringerlösung dargestellt. Kontraktionszeit und Kontraktionsgeschwindigkeit nehmen ebenfalls mit der Reizgrösse zu. Die Halbwertszeit der Relaxation bleibt trotz unterschiedlicher Reizdosen gleich gross (Tab. 4).

An der Iris, die nach fünf Minuten in *calciumfreier Ringerlösung* zum ersten Mal gereizt wird, vermindert sich bei den nächsten sechs in zehnminütigem Abstand ausgelösten Lichtreizen die Kontraktionsamplitude nur wenig. Unter gleichen Bedingungen, aber nach dreissig Minuten Ruheaufenthalt, nimmt die Amplitude der folgenden Lichtkontraktionen in stärkerem Masse ab (Tab. 5*b* und 5*c*).

In Ringerlösung mit *zehnfach erhöhter Calciumkonzentration* ergeben sich für die vier untersuchten Reizdosen Kontraktionsamplituden, wie sie in Abbil-

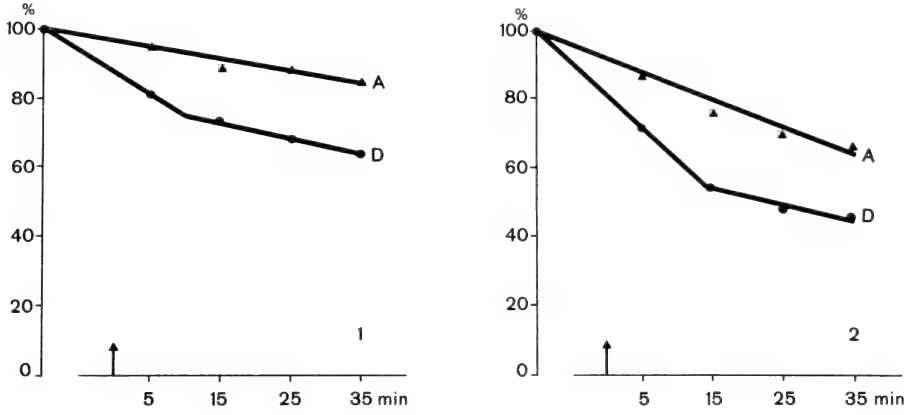


ABB. 8

Abnahme der Kontraktionsamplitude und Pupillenweite in Abhängigkeit von der Verweildauer in kaliumreicher Ringerlösung.

A Kontraktionsamplitude,
D Pupillenweite,
1 13,5 mM K,
2 29,7 mM K.

dung 7 dargestellt sind. Tabelle 6 zeigt die drei Kriterien der Lichtreaktion unter diesen Bedingungen. Kontraktionsamplitude und Anstiegsgeschwindigkeit nehmen besonders mit den niederen Lichtreizen ab, während die Halbwertszeit der Erweiterung in etwa gleichbleibt. Die Verweildauer der Iris in Ringerlösung mit zehnfacher Calciumkonzentration hat keinen Einfluss auf die Reizantwort.

Auf eine *Erhöhung der externen Kaliumkonzentration* reagiert die Iris mit einer Pupillenverengung. Die Testkontraktionen zeigen eine Verminderung der Kontraktionsamplitude und annähernd parallel dazu eine Verminderung der Kontraktionsgeschwindigkeit. Die Halbwertszeit der Relaxation wird praktisch nicht verändert (Tab. 7). Die Verminderung der Reizantworten zieht sich über längere Zeit hin (Abb. 8). Die Verminderung der Pupillenweite, der Kontraktionsamplitude und der Kontraktionsgeschwindigkeit wächst mit der Konzentration des Kaliums im externen Milieu (Abb. 9).

3. Diskussion

Bei Entzug des Calciums kann an den Membranen von Froschmuskeln eine Abnahme des Ruhepotentials festgestellt werden (Pauschinger et al. 1964). Möglicherweise bedingt diese Depolarisation die verminderte Lichtempfindlichkeit der Froschiris in calciumfreier Ringerlösung. Allerdings sind die Reizantwor-

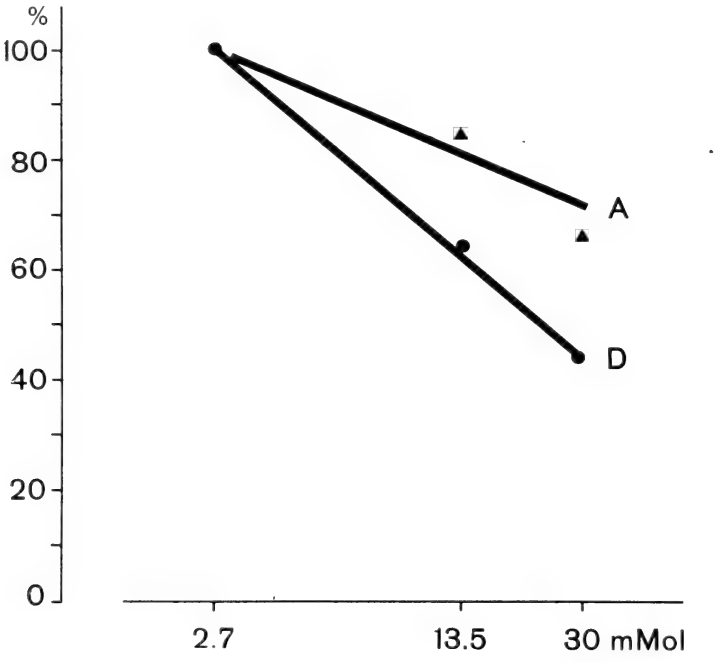


Abb. 9

Einfluss höheren Kaliumgehaltes der Ringerlösung auf Kontraktionsamplitude und Pupillenweite; semilogarithmische Darstellung.
A Kontraktionsamplitude,
D Pupillenweite.

ten der Iriden in calciumfreier Lösung so stark verringert, dass vielleicht weitere Calcium-Angriffspunkte an der Lichtreaktion zu vermuten sind. So könnte die verminderte Amplitude auch auf mangelnde Kontraktionsfähigkeit der Muskulatur zurückzuführen sein. Intrazellulär verfügbares Calcium vermag die Erregung einer Zellmembran mit der Kontraktion des Actomyosins zu verknüpfen (Klaus & Kuschinsky 1962, Klaus & Luellmann 1964). Dies gilt nicht nur für die Kontraktion der oft untersuchten Skelett- und Herzmuskulatur, sondern auch für die der glatten Muskulatur (Briggs & Melvin 1961, Edman & Schild 1962,

WAUGH 1962). Die Absenz des Calciums in der Ringerlösung könnte demnach auch an der Froschiris bewirken, dass die Calciumkonzentration im Zellinnern gesenkt wird und dadurch die Irismuskulatur weniger stark kontrahieren kann als unter physiologischen Bedingungen.

Bei Iriden in calciumfreier Lösung nimmt die Kontraktionsamplitude im Laufe einer Stunde mit jedem Reiz ab. Diese Verminderung ist bei Iriden, die erst nach dreissig Minuten Aufenthalt in calciumfreier Lösung zum ersten Mal gereizt werden, stärker als bei denen, die nach fünf Minuten bereits gereizt werden. An der ruhenden Muskulatur scheint demnach der Calciummangel ausgeprägter als an der arbeitenden Muskulatur. Vermutlich werden bei der Kontraktion aus intrazellulären Bindungen Calcium-Ionen freigesetzt, von denen immer wieder Spuren in das calciumfreie, externe Milieu gelangen und den Effekt des Calciummangels an der Kontraktionsamplitude verändern. Calcium-Ionen zu binden und bei der Erregung freizusetzen, vermögen nach HASSELBACH (1963) die Vesicula des endoplasmatischen Reticulums im Zellinnern der Skelettmuskulatur. Histologischen Befunden zufolge existieren solche Strukturen auch in der glatten Muskulatur (MARK 1956, KRAPP 1962).

An Iriden in Ringerlösung mit erhöhter Calciumkonzentration erzeugen gleichgrosse Lichtreize eine weniger grosse Kontraktionsamplitude als an den Iriden in physiologischer Ringerlösung. Eine solche Wirkung der Calcium-Ionen mag durch ihre „membranabdichtenden" Eigenschaften (BRINK 1954) erklärbar sein: Eine mehr als physiologische, externe Calciumkonzentration setzt die Membranpermeabilität für das Natrium herab; durch den mangelnden Natriumstrom bei einer Erregung würde dann die Reizantwort vermindert.

Die Kurve der in calciumreicher Ringerlösung bei verschiedenen Lichtintensitäten gewonnenen Kontraktionsamplituden läuft der in physiologischer Ringerlösung erzielten nicht parallel. Die Verschiebung ist im niederen Reizbereich stärker ausgeprägt als im höheren. Möglicherweise fällt bei geringen Reizen, deren Grösse sich dem Schwellenwert nähert, die Undurchlässigkeit der Membran als hemmender Faktor der Kontraktion schwerer ins Gewicht als bei höheren.

Wird die isolierte Iris mit kaliumreicher Ringerlösung vorbehandelt, so antwortet sie auf Lichtreize mit einer Kontraktionsamplitude, die in Abhängigkeit von der Kaliumkonzentration vermindert ist. Diese Ergebnisse, die qualitativ mit denen BARRS und ALPERNS (1963) übereinstimmen, scheinen im Widerspruch zu anderen Befunden an glatter Muskulatur zu stehen. Nach BOHR (1964) hat eine teilweise Depolarisation der Membranen durch Kalium eine erhöhte Aktionspotentialfrequenz und eine verstärkte Reizantwort der Muskelzelle zur Folge. Es bleibt unklar, auf welche Art die Kontraktion der depolarisierten Irismuskeln verringert wird. Möglicherweise werden im Ablauf der Lichtreaktion keine Aktionspotentiale ausgebildet, sondern nur lokale Potentiale; vielleicht wird

dadurch der Effekt der Depolarisation an der lichtempfindlichen Iris in das Gegenteil dessen verwandelt, der an anderen glatten Muskeln vorhanden ist. Ein solches elektrophysiologisches Verhalten setzte allerdings eine Rezeptor-Effektor-Beziehung voraus, in der fortgeleitete Erregungen unnötig sind.

Nach den vorgelegten Befunden reagiert die Irismuskulatur auf die depolarisierende KCl-Ringerlösung mit einer Kontraktur: Die Pupillenfläche verringert sich. Diese Kontraktur ist stark, aber nicht vollständig. Die Iris bleibt trotz der hohen extrazellulären Kalium-Konzentration gegenüber Lichtreizen normal empfindlich; sie kontrahiert mit einer Amplitude, die sich von der der Kontrollreaktion ungefähr durch den Wert unterscheidet, den die Kaliumkontraktur ausmacht. Es wäre also denkbar, dass die Kaliumkontraktur der Iris die Verminderung der Lichtkontraktion bedingt.

Die Kontraktionsgeschwindigkeit wird durch die Veränderungen des Ionenmilieus beeinflusst. Iriden in calciumfreier Ringerlösung und in Ringerlösung mit hoher Calciumkonzentration zeigen Kontraktionsgeschwindigkeiten und Kontraktionszeiten, die mit der Intensität des Reizes variieren. Dieser Befund stimmt mit den Ergebnissen des Kapitels I nicht überein. Dort nehmen zwar mit steigenden Lichtreizen Kontraktionszeit und Amplitude zu, die Geschwindigkeit der Kontraktion aber bleibt unverändert. Möglicherweise besteht bei der Kontraktion der Iriden in Ringerlösung mit veränderter Calciumkonzentration ein Zusammenhang zwischen der bei niederen Reizdosen ausgeprägten Verminderung der Amplitude und der Geschwindigkeitsabnahme in diesem Reizbereich. Die Ergebnisse der Kalium-Versuchsreihe, deren Kontraktionen alle mit gleicher Reizgrösse ausgelöst wurden, zeigen, dass die Verminderung der Kontraktionsgeschwindigkeit ungefähr parallel zur Verminderung der Amplitude erfolgt. Die Ursache dieser Verminderung dürfte für beide Reaktionsgrössen die gleiche sein.

Die Ionenvariationen in der Ringerlösung wirken auf das Kontraktionsgeschehen, aber nicht auf die Halbwertszeit der Relaxation. Ein solcher Befund lässt den Schluss zu, dass die veränderten Ionenkonzentrationen in erster Linie das Membranpotential variieren und dadurch die Kontraktion beeinflussen, die Prozesse der Relaxation dagegen von diesen Membranphänomenen unabhängig sind.

Der nächste Teil dieser Arbeit verfolgt den Aspekt der erregbaren Membranen und deren Beteiligung an der Lichtreaktion weiter: Die Pharmaka des vegetativen Systems, deren Wirkungsmechanismus mit Potentialänderungen an den Membranen verknüpft ist, sollen auf ihre Beteiligung an der Lichtreaktion hin untersucht werden.

V. DIE WIRKUNGEN VEGETATIVER PHARMAKA AN DER ISOLIERTEN FROSCHIRIS

Nach Beobachtungen von MAGNUS (1899) vermag Atropin die Lichtreaktion der isolierten Iris zu verhindern. Er schloss daraus, dass nervöse Elemente am Zustandekommen der Lichtreaktion beteiligt seien. Von da her gesehen scheint es interessant zu untersuchen, ob durch Atropin oder ein anderes Pharmakon des vegetativen Systems die Reizantwort der Iris auf Licht zu beeinflussen ist. Diese Pharmaka wirken einerseits an den Rezeptoren der ruhenden glatten Muskelfaser der nichtbeleuchteten Iris und andererseits an den übrigen Elementen der Lichtreaktion. Wird die pharmakologisch vorbehandelte Iris belichtet, so überlagern sich die Wirkungen der Pharmaka und des Lichtes. Um die erste Pharmakonwirkung vom letztgenannten Effekt zu trennen, wird zuerst die glattmuskuläre Pharmakonwirkung charakterisiert werden.

1. VERSUCHSBEDINGUNGEN

Die Pupillengrösse wurde als induzierte Spannung des Photoelements (vgl. Experimentelle Methoden) mit Hilfe eines Oszilloskops sichtbar gemacht und in der Ruhepause des Organs in fünfminütlichem Abstand gemessen. Waren die Werte konstant, so wurde die Kammer statt von der reinen Ringerlösung fünf Minuten lang von der Pharmakonlösung durchströmt. Die Veränderung, die die jeweilige Substanz an der Pupille erzeugte, liess sich am Oszilloskop in minütlichem Abstand messen. Sie wurde in Prozent der vorherigen Pupillenweite ausgedrückt. Nach Ablauf dieser fünfminütigen Periode folgte das Spülen mit reiner Ringerlösung. Die Pupille kehrte dann innerhalb weniger Minuten (gelegentlich erstreckte sich diese Erholungsphase auch über einen Zeitraum von fünfzehn bis zwanzig Minuten) zu ihrem Ausgangswert zurück. Wenn die Iris in dieser Art reagierte, wurde nach dreissig Minuten die Applikation des Pharmakons wiederholt.

Sollte die gegenseitige Beeinflussung zweier Pharmaka (Agonist und Antagonist) untersucht werden, dann änderte sich die geschilderte Methodik um Weniges. Zuerst wurde die agonistisch wirkende Substanz dreimal appliziert. Die Abstände zwischen den pharmakologischen Tests betrugen dreissig Minuten. Diese Reaktionen wurden als Kontrollwerte betrachtet. Waren die drei Reaktionen der Iris von gleicher Grösse, wurde nach weiteren 25 Minuten die antagonistisch wirksame Substanz zugesetzt. Fünf Minuten später folgte aufs neue die Durchströmung mit dem agonistisch wirkenden Stoff. Sein nun verminderter Effekt wurde in Prozent des Kontrollwertes ausgedrückt. In dreissigminütigem Abstand wurde der Agonist weiterhin appliziert.

Untersucht wurden Acetylcholin (als Chlorid) sowie die Katecholamine Adrenalin (als Chlorhydrat), Noradrenalin (als Bitartrat) und Isoproterenol (als Sulfat), dazu Serotonin und Melatonin. Von den antagonistisch wirksamen Stoffen wurden gewählt: Atropin (als Sulfat), Dibenzylin, Dichlorisoproterenol (=DCI) und Inderal. Die verwendeten Konzentrationen lagen zwischen 10^{-9} und 10^{-4} g/ml. Es wurde jeweils mit steigenden Konzentrationen gearbeitet. Alle Substanzen wurden in Ringer für Kaltblüter gelöst.

Die letzte Versuchsreihe beschäftigte sich mit der quantitativen Charakterisierung des Antagonismus von Adrenalin und DCI. Zunächst wurde der Antagonismus des DCI gegenüber Adrenalin geprüft. War dieser Effekt stabil, so wurde die Adrenalin-Konzentration nach jedem zweiten Test, d.h. nach jeder Stunde, erhöht.

Für jede Pharmakondosis wurden die Iriden von zwei oder drei Tieren getestet.

2. Cholinerge Rezeptoren

A) Ergebnisse

Acetylcholin bewirkt an der isolierten Froschiris eine mässige Verkleinerung der Pupillenfläche. Im Konzentrationsbereich von 10^{-9} g/ml bis 10^{-4} g/ml Acetylcholin steigt dieser miotische Effekt dosisabhängig (Tab. 8). Die maximale Acetylcholinwirkung an der isolierten Froschiris wird nach einer Minute erreicht.

Tabelle 8

Kontraktion der Pupille (%)

Ach. g/ml	$\bar{x}$	$\pm s$	(n)
10^{-9}	4,8	$\pm$2,4	(5)
10^{-8}	10,7	$\pm$4,0	(9)
10^{-7}	9,6	$\pm$1,0	(9)
10^{-6}	12,6	$\pm$1,9	(10)
10^{-5}	15,1	$\pm$1,6	(9)
10^{-4}	28,3	$\pm$7,3	(10)

Die Wirkung, die 10^{-4} g/ml Acetylcholin im Verlauf der ersten Minute an der Froschiris erzeugt, lässt sich durch 10^{-7} g/ml Atropin zu 63% hemmen, durch 10^{-6} g/ml Atropin zu 100%.

Während die Acetylcholinkontraktion der ersten Minute durch Atropin weitgehend oder vollständig antagonisiert wird, entsteht in der vierten Minute der Acetylcholineinwirkung an der atropinisierten Iris eine zweite Kontraktion.

Unter dem Einfluss von 10^{-7} g/ml Atropin beträgt diese „Zweitkontraktion" 45% der ursprünglichen Acetylcholinkontraktion, bei 10^{-6} und 10^{-5} g/ml Atropin 72,6% und 68,9%. Wirkt auf die atropinisierte Iris nach dreissig Minuten aufs neue Acetylcholin ein, so tritt die „Zweitkontraktion" nicht wieder auf.

An den atropinisierten Iriden nehmen bei Acetylcholintests in halbstündigen Abständen die Kontraktionen wieder zu.

Atropin zeigt neben seinem hemmenden Effekt an der Acetylcholinkontraktion eine schwache Eigenwirkung an der Pupille: 10^{-7} g/ml Atropin erweitern die Pupille um 6,5%, 10^{-6} g/ml um 15,9% und 10^{-5} g/ml um 20,8%.

B) Diskussion

Acetylcholin bewirkt an der isolierten Iris des Frosches eine Verkleinerung der Pupillenfläche. Dieser Befund stimmt mit Ergebnissen überein, die HADJIMICHALIS (1931) und ARMSTRONG (1942) an den extirpierten Augen verschiedener Amphibienarten (Rana exculenta, Amblystoma notatum, Amblystoma opacum) gewonnen haben. In der neueren Literatur finden sich eine Reihe von Angaben, die sich auf die kontrahierende Wirkung des Acetylcholins an der Warmblüteriris beziehen. Der isolierte m. sphincter pupillae reagiert auf Acetylcholin mit einer Kontraktion (HESS 1949, RUEGG & HESS 1953, SCHAEPPI & KOELLA 1964a). Nach SCHAEPPI und KOELLA (1964c) wirkt das Acetylcholin auch auf den m. dilatator pupillae, welcher den Antagonisten zum m. sphincter pupillae darstellt. Eine Verengung der Pupille infolge einer Acetylcholinapplikation würde nach SCHAEPPIS und KOELLAS Befunden mit der Resultante der Kontraktionen beider Irismuskeln identisch sein. Da die Froschiris sehr leicht zerreisst, konnten ihre beiden Muskeln nicht getrennt werden. Es kann daher in dieser Arbeit nicht entschieden werden, ob auch beim Frosch beide Irismuskeln durch Acetylcholin ansprechbar sind. Dennoch kann aufgrund der vorgelegten Ergebnisse eine Uebereinstimmung des cholinergen Systems von Frosch- und Säugeriris festgestellt werden.

Die merkwürdige „Zweitkontraktion" ist von relativ geringer Stärke und schwierig zu erfassen, weil sie nur bei der ersten Acetylcholinapplikation der atropinisierten Iris auftritt; sie wurde deshalb nicht näher untersucht.

3. ADRENERGE REZEPTOREN

A) Ergebnisse

Auf die drei verwendeten Katecholamine antwortet die isolierte Froschiris gleichsinnig mit einer konzentrationsabhängigen Dilatation der Pupille. Diese Reaktion erfordert bei einer Katecholaminkonzentration von 10^{-8} g/ml zwei Minuten bis zur vollen Entfaltung, bei höheren Konzentrationen nicht mehr als

drei Minuten. Die Resultate sind in Tabelle 9 zusammengestellt. Adrenalin erweist sich als das wirksamste der drei Pharmaka. Noradrenalin ist ihm nur wenig unterlegen. Isoproterenol ist das an der isolierten Froschiris am wenigsten wirksame Katecholamin.

TABELLE 9

Erweiterung der Pupille (%)

Konzentration g/ml	Adrenalin $\bar{x}$	±s	Noradrenalin $\bar{x}$	±s	Isoproterenol $\bar{x}$	±s
10^{-9}	2,7	±1,9	6,6	± 2,0		
10^{-8}	13,1	±2,5	9,4	± 2,6	8,7	±2,8
3×10^{-8}	13,5	±1,9				
10^{-7}	18,3	±4,0	15,5	± 1,2	12,1	±2,3
3×10^{-7}	22,8	±7,7	21,6	± 2,6	15,7	±3,1
10^{-6}	28,6	±8,2	24,9	± 1,4	20,0	±4,9
3×10^{-6}			34,0	± 2,2	21,2	±2,5
10^{-5}			56,8	±12,8		

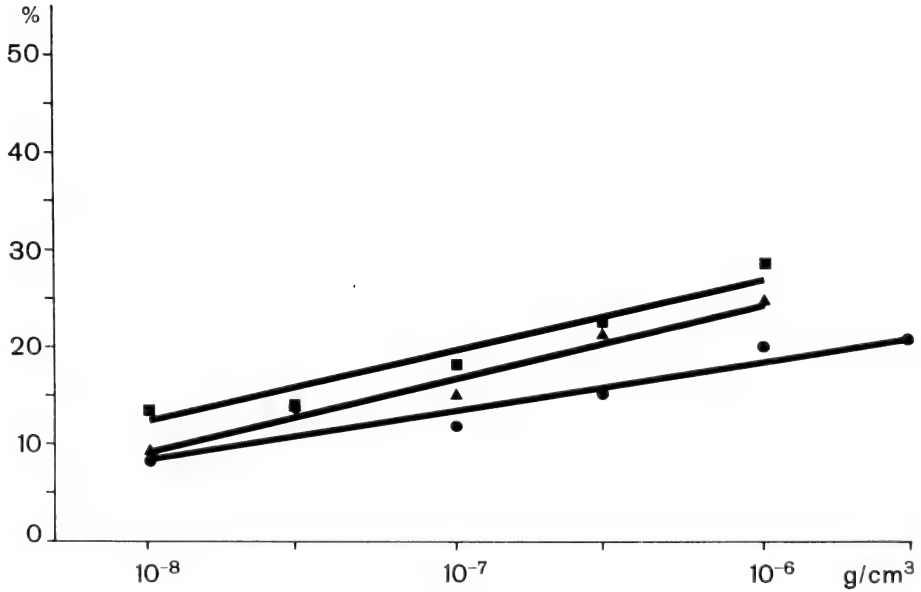


ABB. 10

Dilatation der Pupille durch Katecholamine; semilogarithmische Darstellung.
■ Adrenalin, ▲ Noradrenalin, ● Isoproterenol.

Die Ergebnisse der Hemmversuche mit den drei verwendeten Antagonisten Dibenzylin, DCI und Inderal sind in Tabelle 10 aufgeführt. Dibenyzlin hemmt am stärksten die durch Noradrenalin erzeugte Dilatation der Pupille; es ist auch

gegenüber Adrenalin von beträchtlicher Wirkung. Gegenüber Isoproterenol zeigt Dibenzylin keinen Antagonismus. DCI hemmt die durch Adrenalin und Isoproterenol erzeugte Dilatation der Pupille beträchtlich; es zeigt keine antagonistische Wirkung gegenüber Noradrenalin. Inderal, das nur als Antagonist des Isoproterenols getestet wurde, erweist sich in diesem Falle als starker Blocker. Die

TABELLE 10

Hemmung der durch Katecholamine erzeugten Mydriase (%)
Konzentration der Agonisten 10^{-7} g/ml

Konzentration Antagonist g/ml	Dibenzylin Nor.	Adr.	Iso.	DCI Nor.	Adr.	Iso.	Inderal Iso.
10^{-9}	45,9						
10^{-8}	41,9						
10^{-7}	71,7						15,0
3×10^{-7}	77,2	56,4	0		33,1	20,2	
10^{-6}	85,4		8,8	3,0	41,1	44,1	40,8
3×10^{-6}					55,5	43,2	57,2
10^{-5}					78,3	76,8	58,6

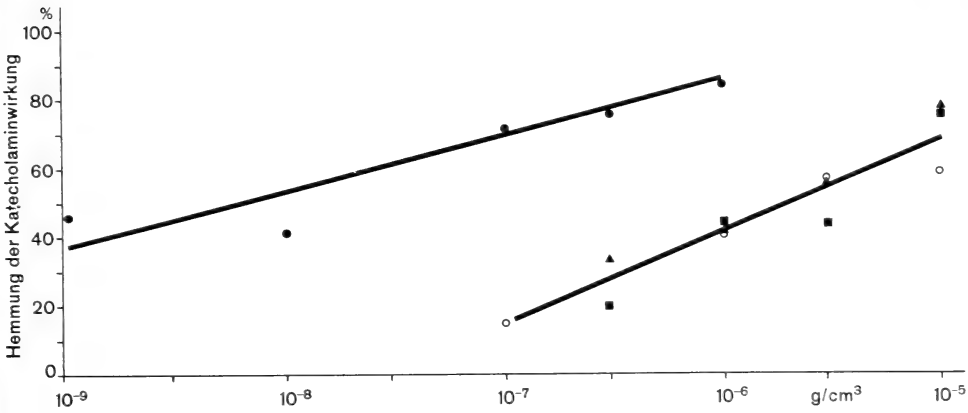


ABB. 11

Hemmung der Katecholaminwirkung; semilogarithmische Darstellung.
○ Inderal/Isoproterenol, ▲ DCI/Adrenalin,
■ DCI/Isoproterenol, ● Dibenzylin/Noradrenalin.

nach dem Probitverfahren bestimmten ED_{50} haben folgende Werte: Dibenzylin $5{,}2 \times 10^{-8}$ g/ml gegenüber Noradrenalin; DCI $5{,}8 \times 10^{-6}$ g/ml gegenüber Adrenalin, DCI $4{,}2 \times 10^{-6}$ g/ml gegenüber Isoproterenol und Inderal $3{,}2 \times 10^{-6}$ g/ml gegenüber Isoproterenol. Die Ergebnisse der Hemmversuche sind in Abbildung 11 dargestellt.

In Tabelle 11 sind die Werte der letzten Versuchsgruppe zusammengestellt. Die Zahlen zeigen, dass höhere Adrenalinkonzentrationen den antagonistischen Effekt des DCI zurückdrängen. Die semilogarithmischen Dosiswirkungskurven des Adrenalins bei drei Konzentrationen DCI (0, 3×10^{-7} und 3×10^{-6} g/ml) ergeben drei annähernd parallel steigende Geraden (Abb. 12).

TABELLE 11

Antagonismus des Adrenalin/DCI
Dilatation der Pupille (%)

Adrenalin g/ml	DCI = O	DCI 3×10^{-7} g/ml	DCI 3×10^{-6} g/ml
3×10^{-8}	13,5		
10^{-7}	18,3	12,7	9,4
2×10^{-7}			9,9
3×10^{-7}	22,8	14,4	13,9
5×10^{-7}		17,0	16,1
10^{-6}	28,6		

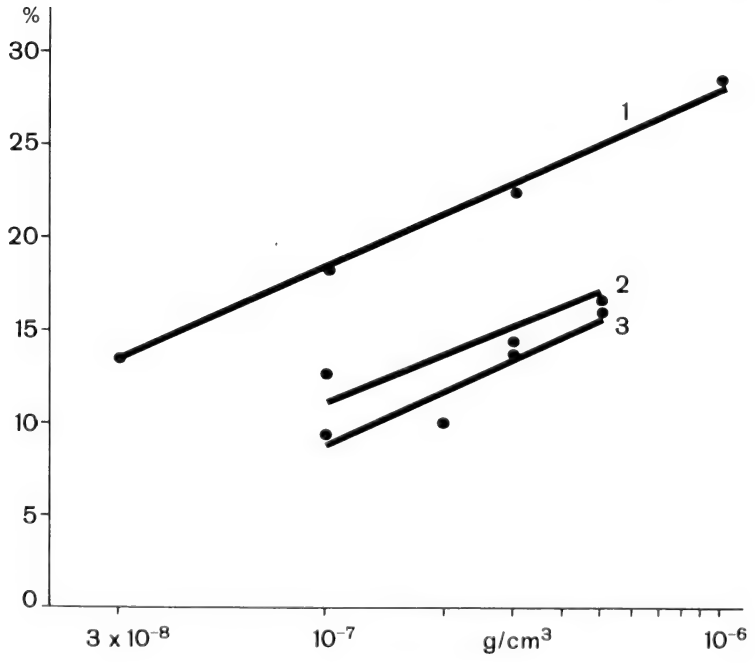


ABB. 12

Antagonismus des DCI/Adrenalin, Dilatation der Pupille.
1 ohne DCI,
2 DCI 3×10^{-7} gml^{-1},
3 DCI 3×10^{-6} gml^{-1}.

B) Diskussion

Die drei verwendeten Katecholamine wirken -wie ihre Dosiswirkungskurven zeigen- an der Froschiris mit unterschiedlicher Aktivität. Darin mag ein Hinweis auf die Stimulation verschiedener adrenerger Rezeptorstrukturen in der Iris durch diese Pharmaka liegen. Mit Hilfe spezifischer Blocker gelingt eine Differenzierung zweier adrenerger Rezeptortypen in der Froschiris. Dibenzylin als α-Rezeptorenblocker (FURCHGOTT 1954) hemmt an der isolierten Froschiris die Noradrenalin-Mydriase beträchtlich, die des Adrenalins weniger stark und die des Isoproterenols gar nicht. In erster Linie muss also das Noradrenalin über die α-Rezeptoren der Froschiris wirken; das Adrenalin ist über die α-Rezeptoren geringer wirksam. Durch den β-Rezeptorenblocker DCI (POWELL & SLATER 1958) lässt sich die Adrenalin-und Isoproterenol-Mydriase hemmen, die Noradrenalinwirkung wird nicht antagonisiert. Die Froschiris besitzt demzufolge β-Rezeptoren, die sich durch Adrenalin und Isoproterenol stimulieren lassen. Für das Vorhandensein rezeptorischer Strukturen dieser Art spricht auch der Befund, dass sich die Isoproterenol-Mydriase durch den β-Rezeptorenblocker Inderal (BLACK et al. 1964) hemmen lässt. Demnach scheint das adrenerge System der Froschiris demjenigen von Warmblüteririden (SCHAEPPI & KOELLA 1964b & c, FREUNDT 1964 und 1965) vergleichbar zu sein. Sicherlich spielt das Adrenalin, das in Froschorganen in höherer Konzentration als Noradrenalin gefunden worden ist (AZUMA et al. 1965), eine Rolle als Stimulans beider adrenerger Rezeptoren. Am Myocard des Frosches ist der Nachweis von α- und β-Rezeptroen gelungen (ERLIJ et al. 1965). Die in dieser Arbeit untersuchte Iris ist somit ein weiteres Organ des Frosches, an dem eine Differenzierung von α- und β-Rezeptoren gelingt.

Diese Rezeptor-Strukturen sind allerdings auf die beiden antagonistisch wirkenden Irismuskeln verteilt. Arbeiten der HESS-Schule (KOELLA und Mitarbeiter 1952) weisen auf die Komplexität der Innervierungsverhältnisse in den Iriden von Warmblütern hin. Nach SCHAEPPI und KOELLA (1964c & b) haben Noradrenalin und Isoproterenol Angriffspunkte an beiden antagonistisch wirkenden Muskeln. Es ist zu vermuten, dass auch die Froschiris eine ähnliche Verteilung der Rezeptorstrukturen aufweist. Die Pupillenänderung infolge der Katecholamineinwirkung, wie sie in der vorliegenden Arbeit beobachtet wird, dürfte deshalb die Resultante aus den Kontraktionen beider Muskeln darstellen.

Nach CLARK (1937) ist die Effektivität eines Agonisten in erster Linie dem Prozentsatz besetzter Rezeptoren proportional, das heisst nach seiner Theorie der „Affinität" eines Stoffes zu einem Substrat. Die Affinität ist durch die Dissoziationskonstante der Reaktion zwischen Agonist und Rezeptor hinreichend gekennzeichnet. ARIENS (1954) und ARIENS und Mitarbeiter (1957) stellen diesem Affinitätsbegriff den der „intrinsic activity" zur Seite. Damit erfassen sie die über das Mass der Affinität hinausgehende, spezifische Aktivität, die von einem Pharmakon-

Rezeptor-Komplex ausgehen kann. In der intrinsic activity spiegelt sich die Wirksamkeit des applizierten Stoffes wider. Konkurrieren zwei Pharmaka um die freien Rezeptorstrukturen, so kompliziert sich das Verhältnis zunächst. Beide haben eine bestimmte Affinität, beide eine eigene intrinsic activity. Für den Spezialfall der kompetitiven Hemmung, setzt ARIENS voraus, sind die Affinitäten der Stoffe A und B gleich gross. Die intrinsic activity des Pharmakons B ist gleich Null, die des Stoffes A grösser als Null. Der Antagonist B blockiert zwar das Rezeptorsystem, da er eine Affinität zu ihm besitzt; wegen seiner intrinsic activity, die Null ist, vermag er aber nicht verwandelt zu werden, sodass ein Verschieben der Gleichgewichtslage am Rezeptor leicht denkbar wird. Wird der Effekt verschiedener Dosen des Agonisten A bei gleichzeitiger Anwesenheit einer bestimmten Konzentration des Antagonisten B graphisch dargestellt und dieses Vorgehen für verschiedene Antagonistenkonzentrationen wiederholt, so ergibt sich nach ARIENS (1954) eine parallele Verschiebung der Kurvenbilder. Ein solches Verhalten ist nach ARIENS ein praktisch ausreichendes Indiz für den Fall eines kompetitiven Antagonismus. Für die dilatierende Wirkung des Antagonist-Agonistenpaares DCI/Adrenalin an der Froschiris in vitro zeigt die Abbildung 12 einen nahezu parallelen Verlauf dreier Kurven für drei verschiedene Dosierungen DCI bei steigender Konzentration von Adrenalin. Den Ueberlegungen ARIENS' folgend, kann auf einen kompetitiven Antagonismus des Paares DCI/Adrenalin geschlossen werden.

C) Serotonin und Melatonin

Das Serotonin steht fluoreszensmikroskopischen Untersuchungen zufolge in Beziehung zum adrenergen System der Iris (MALMFORS 1965). Die Wirkungen, die Serotonin und das ihm verwandte Melatonin an der Froschiris haben, sollen deshalb im Anschluss an die Effekte der Katecholamine dargestellt werden.

10^{-6} g/ml Serotonin erzeugen eine Pupillendilatation von 15,7%. Melatonin hat in Konzentrationen von 10^{-9} bis 10^{-6} g/ml eine Pupillendilatation von 11,6 bis 16,6% zur Folge.

Diese Ergebnisse an der Froschiris stehen im Gegensatz zu denen KOELLAS und SCHAEPPIS (1962), nach denen Serotonin an der Katzeniris in vitro einen miotischen Effekt entfaltet. Ein Grund für diese differierenden Befunde könnte in einer unterschiedlichen Verteilung der serotoninempfindlichen Strukturen auf die beiden Irismuskeln in Katzen- und Froschiris liegen. Auch weisen Untersuchungen über die Aktivität der Hydroxy-indol-o-methyl-transferase (als Mass für den Melatoningehalt) daraufhin, dass Melatonin in den Retinae höherer Wirbeltiere in geringerer Konzentration vorliegt als in den Retinae niederer Wirbeltiere (QUAY 1965 a & b). Da Retina und Iris ontogenetisch aus dem gleichen Material entstehen (MAGITOT 1921), mag die Verteilung melatonin- (oder serotonin-) empfindlicher Strukturen in Iris und Retina ähnlich sein. In dieser unterschied-

lichen Melatoninempfindlichkeit niederer und höherer Vertebraten könnte ebenfalls eine Ursache für die differierenden Serotonin-Effekte an den Iriden verschieden evoluierter Wirbeltiere liegen. Wegen ihrer relativ geringen Wirkungen an der Froschiris wurden Serotonin und Melatonin nicht näher untersucht.

VI. PHARMAKA UND LICHTREAKTION

Nachdem die Pharmaka-Wirkungen an der unbelichteten Iris dargestellt worden sind, soll nun der Einfluss dieser Pharmaka auf die Lichtreaktion untersucht werden.

1. Versuchsbedingungen

Drei Lichtkontraktionen wurden in zehnminütigem Abstand an der unbeeinflussten Iris ausgelöst und als Kontrollen bewertet. Fünf Minuten vor dem nächsten Lichtreiz wurde eine bestimmte Konzentration eines Pharmakons appliziert und nach dieser Frist mit gleich grosser Lichtmenge wie zuvor ein neuer Reiz gesetzt. Die Differenz zwischen der unbeeinflussten und der durch das Pharmakon beeinflussten Lichtreaktion wurde in Prozent des Kontrollwertes ausgedrückt. Nachdem die Lichtreaktion unter Einfluss des Pharmakons abgelaufen war, wurde die Pharmakon- wieder gegen die reine Ringerlösung ausgetauscht. In zehn Minuten Abstand wurden weiterhin Lichtreize gleicher Grösse wie zuvor appliziert.

Untersucht wurden: Atropin, Dibenzylin, DCI, Inderal, Acetylcholin, Adrenalin, Noradrenalin, Isoproterenol, Serotonin und Melatonin. Gelöst wurden alle diese Pharmaka in Ringerlösung. Adrenalin, Noradrenalin und Isoproterenol wurden pro Konzentration an den Organen je dreier Tiere getestet. Für die eben genannten anderen Stoffe wurde pro Dosis nur je eine Iris untersucht.

Fünf Frösche erhielten während acht Tagen drei Gaben von je 1 mg/kg Reserpin in den dorsalen Lymphsack. Nach dieser Frist wurden die Tiere getötet und ihre Iriden in vitro getestet. Die Iriden wurden zuerst mit Licht gereizt, sodann mit Isoproterenol 10^{-7} g/ml behandelt und aufs neue gleichgrossen Lichtreizen wie zuvor ausgesetzt.

An den Iriden von fünf Fröschen wurde die Wirkung, die Isoproterenol 10^{-7} g/ml auf die Lichtreaktion hat, bei zwei um 10° C unterschiedlichen Temperaturen untersucht und der Q_{10}-Wert berechnet. Das Prozedere war dem in Kapitel II geschilderten analog.

Um die Wirkungen, die die Katecholamine auf die Lichtreaktion haben, zu antagonisieren, wurden folgende Agonisten-Antagonistenpaare gewählt: Adrenalin-Dibenzylin, Adrenalin-Inderal, Isoproterenol-DCI, Isoproterenol-Inderal. Die Iris wurde zunächst mit konstanter Lichtmenge in zehnminütigem Abstand

gereizt. Nachdem drei dieser Kontrollreaktionen abgelaufen waren, wurde der Antagonist appliziert, fünf Minuten später der Agonist. Nach weiteren fünf Minuten wurde eine Lichtreaktion mit gleichgrossem Reiz wie bei den Kontrollreaktionen ausgelöst. Pro Dosisp kamen die Organe von drei Fröschen zur Untersuchung. Des weiteren wurde die Gesetzmässigkeit untersucht, der der Antagonismus Isoproterenol/Inderal folgt. Verfahren wurde dabei gleich wie in der eben erwähnten Versuchsgruppe. Es wurden drei verschiedene Dosierungen Inderal gewählt: 0, 10^{-6} und 10^{-5} g/ml. Die Isoproterenoldosen wurden im Bereich von 10^{-9} bis 10^{-5} g/ml variiert.

2. Ergebnisse

Unter dem Einfluss von Atropin, Dibenzylin, DCI, Inderal, Acetylcholin, Melatonin, und Serotonin verändert sich die Amplitude der Lichtreaktion nicht (Tab. 12), obwohl diese Pharmaka des *vegetativen Systems* eine Wirkung an der nicht beleuchteten Irsimuskulatur entfalten.

Tabelle 12

Einfluss von Pharmaka auf die Lichtkontraktion

Pharmakon	g/ml	Aenderung der Kontraktions-amplitude (%)
Atropin . . .	10^{-5}	+ 2,0
	10^{-4}	— 8,4
	10^{-3}	— 2,9
	10^{-2}	—27,9
Dibenzylin . .	10^{-5}	+ 1,8
		— 5,2
DCI	10^{-5}	— 2,4
		+ 7,8
Inderal . . .	10^{-5}	— 1,1
		+ 2,2
Acetylcholin .	10^{-4}	— 9,6
		— 2,4
		+ 0,8
		— 6,0
Melatonin . .	10^{-9}	+ 1,8
	10^{-8}	+17,9
	10^{-7}	+ 4,4
	10^{-6}	— 4,6
		— 7,2
Serotonin . .	10^{-6}	0

Die *Katecholamine* (Adrenalin, Noradrenalin und Isoproterenol) wirken ebenfalls an der nicht beleuchteten Iris, die während ihrer Einwirkung ausgelöste Lichtreaktion fällt geringer aus als die Kontrolle an demselben Organ. Wie

Abbildung 13 zeigt, ist die Hemmung der Kontraktionsamplitude konzentrationsabhängig. Isoproterenol ist am wirksamsten, ihm folgt das Adrenalin. Noradrenalin wirkt erst bei 10^{-5} g/ml deutlich. Für die Isoproterenolwirkung sind die Werte der drei zur Charakterisierung der Lichtreaktion verwendeten Kriterien. in Tabelle 13 zusammengestellt. Die Kontraktionsamplitude verringert sich mit

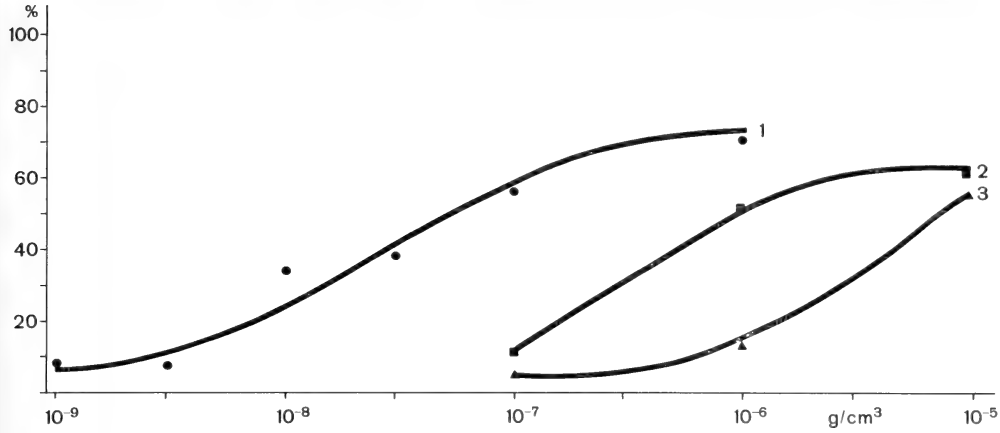


ABB. 13

Hemmung der Kontraktionsamplitude durch Katecholamine; semilogarithmische Darstellung.
1 Isoproterenol, 2 Adrenalin, 3 Noradrenalin.

TABELLE 13

Einfluss des Isoproterenols auf die Lichtkontraktion

Isoproterenol g/ml	Veränderung der Kontraktion Amplitude (%)	Kontraktion Geschwindigkeit (%)	Relaxation $T_{A/2}$ (%)
10^{-9}	− 7,8	+10,0	−17,8
3×10^{-9}	− 7,3	+ 5,5	−22,0
10^{-8}	−34,2	−17,9	−19,4
3×10^{-8}	−37,6	+32,7	−26,5
10^{-7}	−56,8	−28,3	−18,0
10^{-6}	−70,6	−47,6	− 3,9

steigender Konzentration des Isoproterenols; ebenso vermindert sich die Anstiegsgeschwindigkeit, allerdings nicht mit gleicher Stärke. Die Halbwertszeit der Relaxation ist gegenüber den Kontrollwerten konzentrationsunabhängig verringert, d.h. der Erholungsprozess verläuft schneller. Nach dem Austausch der Pharmakonlösung gegen die reine Ringerlösung nehmen bei den weiteren Licht-

kontraktionen die Amplituden langsam wieder zu. Fünfzig Minuten später haben sie ungefähr die Werte, die sie vor der Pharmakoneinwirkung gezeigt haben, wieder erreicht.

An den isolierten Iriden *reserpinierter Tiere* verläuft die Lichtreaktion in gleicher Art wie an unbeeinflussten Iriden. Werden die Iriden reserpinierter Tiere in vitro mit Isoproterenol behandelt, so wird die Lichtreaktion in gleichem Masse gehemmt wie an den unbeeinflussten Organen. Von den fünf untersuchten Iriden der Frösche, die Reserpin erhalten hatten, reagierten zwei auf Isoproterenol 10^{-7} g/ml mit einer Dilatation von etwa 10%, die drei anderen Iriden mit Dilatationen von 35, 60 und 79% (Tab. 14).

Wird der Isoproterenoleinfluss (10^{-7} g/ml) auf die Lichtreaktion bei *unterschiedlichen Temperaturen* untersucht, so ergeben sich Q_{10} - Werte von 1,1 für die Kontraktionsamplitude, von 1,2 für die Kontraktionszeit und von 1,1 für die Halbwertszeit der Relaxation. Einzelwerte sind in Tabelle 15 angeführt.

TABELLE 15

Q_{10}-Werte der durch 10^{-7} g/ml Isoproterenol beeinflussten Lichtreaktion. Temperatur 23° C → 13° C

	Kontraktions-amplitude	Kontraktions-zeit	Relaxation T $A/2$
	0,927	1,360	0,847
	1,214	1,474	1,205
	1,042	1,364	1,446
	1,189	0,789	0,830
	1,190	1.000	1,034
$\bar{x}$	1,112	1,197	1,072

Die Wirkungen des Adrenalins und Isoproterenols an der Kontraktionsamplitude werden durch die *spezifischen Blocker* antagonisiert. Die etwa fünfzigprozentige Hemmung der Kontraktionsamplitude durch Adrenalin 10^{-6} g/ml wird durch Dibenzylin 10^{-5} g/ml geringfügig, durch Inderal 10^{-5} g/ml vollständig aufgehoben. Die sechzigprozentige Hemmung der Kontraktionsamplitude durch Isoproterenol 10^{-7} g/ml wird durch DCI wenig, durch Inderal stärker rückgängig gemacht (Abb. 14). Inderal vermag die durch Isoproterenol bewirkte Hemmung der Lichtkontraktionsamplitude wieder aufzuheben. Wird jedoch die Konzentration des Isoproterenols erhöht, so wird die Lichtkontraktionsamplitude wieder stärker gehemmt. Diese zunehmende Verminderung der Kontraktionsamplitude

TABELLE 14

Frösche chronisch reserpiniert
(während 8 Tagen 3×1mg/kg Reserpin in den dorsalen Lymphsack)

Unbeeinflusste Lichtreaktion

	Kontraktion		Relaxation $T_{A/2}$ (sec)
	Amplitude (%)	Geschwindigkeit (%/sec)	
	67,2	11,7	10,4
	50,6	9,5	16,1
	59,7	9,0	12,4
	(38,5)	(6,6)	(14,6)
	(32,0)	(5,7)	(12,3)
$\bar{x}$*	59,2	10,1	13,0
Kontrolle (Tab. 1 Nr. 22)	50,8		

Iris mit 10^{-7} g/ml Isoproterenol vorbehandelt

	Veränderung der Kontraktion		Relaxation $T_{A/2}$ (%)
	Amplitude (%)	Geschwindigkeit (%)	
	−56,6	−13,0	+ 7,9
	−69,5	−29,5	−41,5
	−52,6	−24,3	+14,3
	(−85,5)	(−63,6)	(−48,8)
	(−68,7)	(−53,5)	(−23,9)
$\bar{x}$*	−59,6	−22,3	− 6,4
Kontrolle (Tab. 13)	−56,8	−28,3	−18,0

Dilatation der Pupille durch 10^{-7} g/ml Isoproterenol (%)

79,3
59,8
35,2
(9,8)
(13,0)

* $\bar{x}$ bezieht sich auf die drei ersten Werte jeder Kolonne; aufgrund der erhöhten Sensibilität gegenüber Isoproterenol werden nur diese Iriden als reserpiniert angesehen.

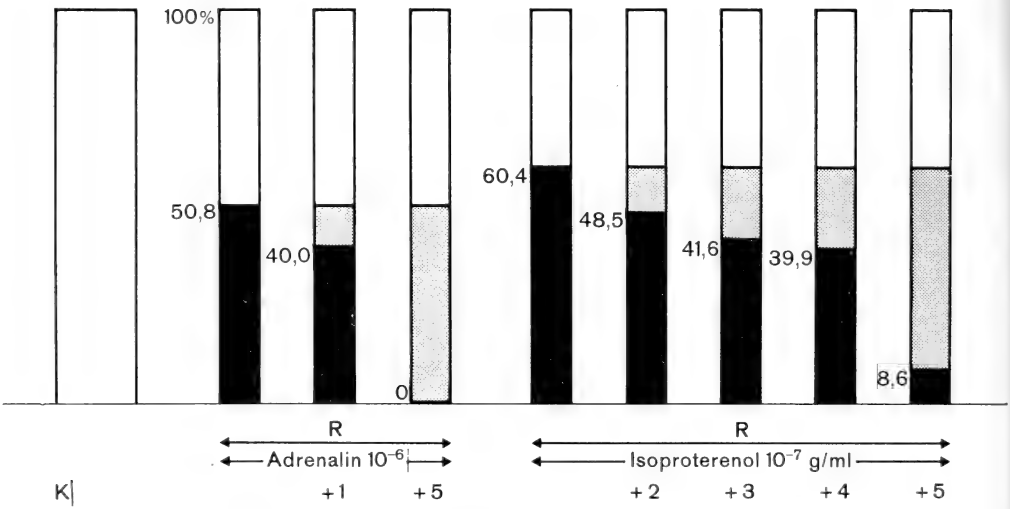


ABB. 14

Hemmung der Kontraktionsamplitude durch Katecholamine und einige ihrer Antagonisten.
+1 = + Dibenzylin 10^{-5} gml^{-1},
+2 = + DCI 10^{-6} gml^{-1},
+3 = + DCI 10^{-5} gml^{-1},
+4 = + Inderal 10^{-6} gml^{-1},
+5 = + Inderal 10^{-5} gml^{-1}.

TABELLE 16

Antagonismus des Isoproterenol/Inderal
Verminderung der Kontraktiosamplitude (%)

Isoproterenol g/ml	Inderal = ○	Inderal 10^{-6} g/ml	Inderal 10^{-5} g/ml
10^{-9}	7,8		
3×10^{-9}	7,3	2,3	
10^{-8}	34,2	10,9	
3×10^{-8}	37,6		
10^{-7}	56,8	39,9	8,6
3×10^{-7}			7,5
10^{-6}	70,6	55,2	34,0
3×10^{-6}		67,7	
10^{-5}			61,2

geht aus dem Zahlenmaterial der Tabelle 16 hervor. Die Dosiswirkungskurven des Isoproterenols für drei Konzentrationen Inderal (0, 10^{-6} und 10^{-5} g/m)l zeigen einen parallelen Verlauf (Abb. 15).

3. Diskussion

Die Ergebnisse dieses Kapitels zeigen, dass die spezifischen Hemmstoffe des vegetativen Systems den Ablauf der Lichtkontraktion nicht beeinflussen. Barr und Alpern (1963) fanden durch Atropin ebenfalls keine Beeinflussung der Lichtreaktion. Die Beobachtung Magnus' (1899), dass Atropin die Pupillarreaktion der isolierten Iris verhindere, lässt sich offensichtlich nicht bestätigen. Allerdings hatte der Autor mit relativ hohen Dosen Atropin experimentiert (0,25-2,0% Atropin). Nach den Ergebnissen dieser Arbeit bewirkt eine solche

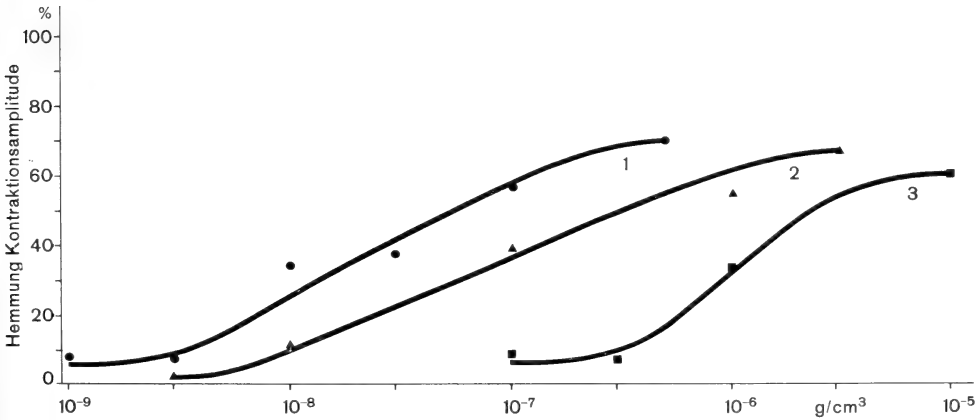


Abb. 15

Antagonismus des Inderal/Isoproterenol an der Lichtkontraktion; semilogarithmische Darstellung.

1 Ohne Inderal,
2 Inderal 10^{-6} gml^{-1},
3 Inderal 10^{-5} gml^{-1}.

Atropinkonzentration ebenfalls eine teilweise Hemmung der Lichtkontraktion. Dieser Effekt wurde jedoch wegen der starken Dosierung des Atropins nicht näher untersucht.

Melatonin zeigt eine direkte Wirkung auf die Melanocyten der Kaltblüterhaut (Lerner et al. 1958). Da das Irisgewebe reichlich Melanin enthält, wurde der Einfluss des Melatonins auf die Lichtreaktion getestet. Die Ergebnisse zeigen, dass weder Melatonin noch Serotonin die Lichtreaktion verändern.

Von den verwendeten Agonisten des vegetativen Systems fehlt dem Acetylcholin eine Wirkung auf die Lichtreaktion. Die durch Acetylcholin partiell kontrahierte Iris kann auf einen Belichtungsreiz noch ebenso stark reagieren wie in Abwesenheit von Acetylcholin. Daraus ergibt sich, dass keine cholinergen Mechanismen an der Lichtreaktion beteiligt sind.

Die Katecholamine dagegen vermögen sowohl Amplitude und Geschwindigkeit der Kontraktion als auch der Relaxation zu vermindern. Isoproterenol ist bei der Hemmung der Lichtreaktion das aktivste der drei verwendeten Katecholamine; hingegen zeigt sich Isoproterenol bei der Dilatation der unbeleuchteten Iris als am wenigsten aktiv. Das lässt auf zwei von einander unabhängige Wege der Katecholaminwirkung in der Iris schliessen: Auf einen, durch den die Katecholamine in das Geschehen beim Ablauf der Lichtreaktion eingreifen, wobei das Isoproterenol am aktivsten ist, und auf einen andern, der zur Dilatation der Pupille führt und auf dem Isoproterenol sich als am wenigsten aktiv erweist. BARR und ALPERN (1963) testeten den Einfluss von Adrenalin 10^{-6} g/ml und Phenylephrin 10^{-5} g/ml auf die Lichtreaktion der isolierten Froschiris. Sie fanden keine Veränderung der Lichtkontraktion durch die Sympathomimetica. Während BARR und ALPERN die Kraftentwicklung der Irismuskulatur massen, wurde in dieser Arbeit die Verkürzung der Irismuskulatur gemessen. Es ist allerdings kaum anzunehmen, dass die unterschiedlichen Versuchsmethoden die Differenz der Resultate bedingen. Sicher ist mit den Iriden verschiedener Froscharten experimentiert worden (Artangabe fehlt bei BARR und ALPERN), und es wäre vielleicht denkbar, dass die Reaktivität der Irismuskulatur artspezifische Unterschiede zeigt, die zu den differierenden Ergebnissen führen.

Mit Hilfe des Reserpins kann die Bedeutung der sympathischen Ausgangslage für die Lichtreaktion geklärt werden. Reserpin bewirkt im Organismus eine Depletion der Katecholamine (MUSCHOLL & VOGT 1958) und erhöht dadurch die Sensibilität der Rezeptoren gegenüber exogenen Katecholaminen (FLEMING 1963). In diesem Sinne wirkt es auch an der Froschiris. Von den fünf Fröschen, die Reserpin erhielten, reagierten die isolierten Iriden dreier Tiere auf Isoproterenol mit einer wesentlich stärkeren Dilatation als im Kontrollversuch. Diese Sensibilisierung sowie der Befund GROBECKERS und HOLTZ' (1966), dass der Katecholamingehalt von Organen reserpinierter Frösche vermindert sei, sind Hinweise auf gleiche Wirkungen des Reserpins bei Fröschen wie bei Warmblütern. Der mangelnde Katecholamingehalt des Irisgewebes verändert allerdings die Lichtreaktion nicht. Die sympathische Ausgangslage an der Iris in vitro kann also auf die Lichtreaktion keinen Einfluss haben. Die Befunde an den Iriden reserpinierter Frösche lassen wiederum den Schluss zu, dass an der Irismuskulatur zwei verschiedene Reaktionsmechanismen möglich sind. Reserpin wirkt an der ruhenden Irismuskulatur wie an anderen glattmuskulären Organen; der Reserpineffekt ist dagegen ohne Einfluss auf den Ablauf der Lichtreaktion.

Möglicherweise ist auch ein weiterer Katecholamineffekt Ursache der verminderten Lichtkontraktion, wie sie nach Applikation der drei verwendeten Katecholamine auftritt. Nach Untersuchungen BUELBRINGS und ihrer Mitarbeiter wirkt Adrenalin als Stoffwechselaktivator in der Zelle dahingehend, dass die Membran hyperpolarisiert und unerregbar wird (AXELSSON et al. 1959, 1961,

AXELSSON & BUELBRING 1961). Im Falle der mit Katecholaminen vorbehandelten Iris bedeutete das: Gleiche Reizgrösse erzeugt wegen der Stabilisierung der Membran eine im Vergleich zum Kontrollwert verringerte Reizantwort; Amplitude und Kontraktionsgeschwindigkeit sind verringert. Da die Relaxation — wie in Kapitel II gezeigt — von Stoffwechselprozessen abhängt, wäre die Verkürzung der Halbwertszeit dieser Reaktionsphase ebenfalls mit einer Stoffwechselerhöhung durch Katecholamine zu deuten.

Der Vergleich der Q_{10}-Werte der unbeeinflussten Lichtreaktion (Tab. 2) mit denen der durch Isoproterenol antagonisierten Lichtreaktion (Tab. 15) ergibt: Der Q_{10} der Kontraktionsamplitude ist in beiden Fällen 1. Isoproterenol verändert offenbar den das Ausmass der Lichtkontraktion beherrschenden Mechanismus nicht. Die Kontraktionszeit wird unter Isoproterenol-Einfluss weniger temperaturempfindlich. Die unmittelbar stoffwechselabhängige und dementsprechend temperaturempfindliche Relaxation verliert diese Temperaturabhängigkeit unter Isoproterenoleinfluss völlig. Während die Q_{10}-Aenderung der Kontraktionszeit relativ unbedeutend erscheint, ist die Veränderung der Temperaturabhängigkeit des Relaxationsprozesses erstaunlich. Dies kann nur durch die Annahme erklärt werden, dass Isoproterenol die energetische Situation des Muskels verändert. Der Energiegewinn der Stoffwechselvorgänge muss unter dem Einfluss von Isoproterenol so gross sein, dass das Manko der bei der niederen Temperatur verlangsamten metabolischen Prozesse gedeckt wird.

Alle Ergebnisse der letzten Versuchsreihen dieses Kapitels zeigen, dass die Kontraktionsamplituden wieder grösser werden, wenn die Katecholamine durch spezifische Blocker antagonisiert werden. Es scheint, als ob beide, α- und β-Rezeptoren, an der Katecholaminwirkung beteiligt sind. Allerdings hat das Dibenzylin in einer hohen Konzentration von 10^{-5} g/ml nur einen geringen hemmenden Effekt. DCI und in besonderem Masse Inderal sind von grösserer Wirksamkeit. Die Katecholamine entfalten ihre Wirkung an der Lichtreatktion also in erster Linie via β-Rezeptoren.

Wie bei den Verhältnissen, die in Kapitel V dargelegt sind, soll auch jetzt die Frage nach der Art des Antagonismus, dem die verwendeten Pharmaka folgen, gestellt werden. Es handelt sich auch bei dieser Hemmung um die Konkurrenz zweier Stoffe an einem Rezeptorsystem. Die Parallelverschiebung der Kurven für drei Dosierungen Inderal bei steigender Konzentration des Isoproterenols tritt deutlicher zutage als am Beispiel des DCI-Adrenalin-Antagonismus. Die Verdrängung des Isoproterenols von seinem Platz am Rezeptor durch das Inderal muss also den Gesetzen der kompetitiven Hemmung unterliegen. Da der maximale Effekt eines Agonisten nur auftreten kann, wenn alle Rezeptorplätze von ihm besetzt sind, ist es einleuchtend, dass das in Gegenwart des Antagonisten nicht der Fall sein kann. Dementsprechend liegen auch die oberen Grenzen der Kurven in Gegenwart des Antagonisten parallel nach unten verschoben.

Schluss

Bei der Betrachtung der Lichtreaktion der isolierten Froschiris stellt sich zuerst die Frage nach dem Rezeptorsystem dieser Reaktionsfolge. Die Temperaturunabhängigkeit der Kontraktionsamplitude ($Q_{10}=1$) lässt den Schluss auf eine photochemische Primärreaktion zu, die die Kontraktion weitgehend bestimmt. Da eine langdauernde, intensive Vorbeleuchtung die Amplitude der nachfolgenden Testkontraktion verringert, scheint mit der Lichtabsorption ein Zerfall der photosensiblen Substanz verbunden zu sein. Weiterhin scheint das Irisgewebe imstande zu sein, diese photolabile Substanz zu resynthetisieren: Nach kurzem Reiz und zehnminütiger Erholung vermag die Iris erneut auf einen Lichtreiz zu reagieren. Sicherlich geschieht diese Resynthese der photolabilen Substanz während der Relaxation der Iris. Da der Q_{10}-Wert dieser Phase 2,4 beträgt, ist zu vermuten, dass biochemische Prozesse am Zustandekommen dieser Resynthese beteiligt sind.

Im Falle geringer Reizdosen scheint ein Gleichgewicht zwischen dem Zerfall und dem Wiederaufbau der photolabilen Substanz zu bestehen. Es lassen sich in zehnminütigem Abstand während vieler Stunden gleichartige Lichtreaktionen auslösen. Wird die Iris mit supramaximalen Reizdosen beleuchtet, so tritt anscheinend eine Erschöpfung der photosensiblen Rezeptorsubstanz ein.

Ein solches Verhalten erinnert an das des Rhodopsins aus der Retina. Ob dieses Pigment in der Iris vorhanden und für die Lichtabsorption verantwortlich ist, kann vorläufig nicht entschieden werden. Untersuchungen über die spektrale Empfindlichkeit der Lichtreaktion führen auch bei modernen Autoren (Barr & Alpern 1963, Weale 1956) zu unterschiedlichen Ergebnissen, die keinen endgültigen Schluss bezüglich der Rezeptor-Eigenschaften zulassen.

Andere Gewebe, die wie die Iris reichlich Melanin enthalten, können ebenfalls Photosensibilität zeigen. Melanophoren in Gewebskulturen (Bagnara & Obika 1967, Obika & Bagnara 1963), Schwanzmelanophoren von Xenopuslarven (van der Lek et al. 1958) und die isolierte Froschhaut (Zettner 1956) zeichnen sich durch direkte Lichterregbarkeit aus. Auch lassen sich von melanin- und chlorophyllhaltigen Strukturen bei Beleuchtung Potentialschwankungen ableiten (Arden et al. 1966 a & b, Becker & Cone 1966). Möglicherweise besteht ein Zusammenhang zwischen einer solchen Stimulation der melaninhaltigen Zelle durch Licht und der Lichtreaktion der Froschiris.

Am Aufbau der Lichtreaktion ist des weiteren der Effektor, die Irismuskulatur, beteiligt. Zwei antagonistisch wirksame Irismuskeln sind vorhanden. v. Campenhausen (1963) hat mit Hilfe einer punktförmigen Lichtquelle wahrscheinlich machen können, dass der m. sphincter pupillae, nicht aber der m. dilatator pupillae an der Lichtreaktion mitwirkt. Auf welche Weise in der Iris die Reizaufnahme mit der Bewegung der Muskulatur verknüpft sein mag, entzieht sich vorläufig allem Wissen. Potentialänderungen an den Membranen spielen auf jeden

Fall eine Rolle zwischen Erregung und Kontraktion: Die Effekte der Ionenmanipulationen bieten einen diesbezüglichen Hinweis. Mit den experimentellen Methoden dieser Arbeit lässt sich darüber nicht mehr aussagen.

Die Iriden höherer Wirbeltiere zeigen kaum eine direkte Photosensibilität; entweder ist sie schwach (HERTEL 1907), oder nur teilweise ausgebildet (VAN HERK 1928), oder gar nicht nachzuweisen (MURASE 1922). Auch die menschliche Iris scheint keine direkte Lichterregbarkeit zu besitzen (V. CAMPENHAUSEN 1967). Offenbar beherrscht bei den höheren Tieren das Zentralnervensystem die Regulation des Pupillarreflexes.

Die Reaktivität der isolierten Froschiris auf die Ueberträgersubstanzen des vegetativen Systems bietet ein Indiz für die zentralnervöse Regulation der Pupillengrösse bei den Amphibien. Weitere Hinweise auf eine zentrale Regulation ergeben sich aus Untersuchungen am Pupillarreflex des intakten Frosches (DERMAN & MONNIER 1964). Die Befunde v. CAMPENHAUSENS (1963), der eine nur gering entwickelte konsensuelle Pupillenreaktion nachweisen konnte, deuten auf eine —wenn auch geringe— Beteiligung zentraler Bahnen an der Pupillarreaktion des lebenden Frosches. Eigene Beobachtungen an der konsensuellen Pupillarreaktion einer beschränkten Anzahl von Fröschen stimmen mit denen v. CAMPENHAUSENS überein. In der isolierten Iris sind die Rezeptoren des vegetativen Systems und die direkte Lichterregbarkeit nebeneinander aktivierbar. In beiden Fällen führen die Reize zu einer Muskelkontraktion, die im ersten Falle durch die Antagonisten des vegetativen Systems zu beeinflussen ist, im Falle der Lichtreizung aber nicht. Daher muss angenommen werden, dass die Pupillarreaktion auf verschiedenen Wegen, aber am gleichen Effektor zustandekommt. Ob im Auge des lebenden Frosches ebenfalls beide Möglichkeiten der Pupillarreaktion realisierbar sind, bleibt ungewiss.

ZUSAMMENFASSUNG

Die isolierte Froschiris ist fähig, auf kurze Lichtreize, die ihre Vorderfläche treffen, mit einer Pupillenverengung zu antworten; im Dunkeln dilatiert die Pupille wieder. Diese Reaktion kann in zehn Minuten Abstand während mehrerer Stunden ausgelöst werden. Kontraktionsamplitude und Kontraktionszeit sind von der Grösse des Reizes abhängig; Kontraktionsgeschwindigkeit und Halbwertszeit der Relaxation bleiben trotz variierter Reizgrösse konstant. Die Geschwindigkeit, mit der die Kontraktion zustandekommt und die Relaxation erfolgt, unterliegt jahreszeitlichen Schwankungen.

Die *Kontraktionsamplitude* wird vermindert durch langdauernde Vorbeleuchtung, durch Calciumentzug, Calcium- und Kaliumkonzentrationserhöhung im äusseren Milieu sowie durch Katecholamine. Die Amplitude erfährt keine Veränderung durch Temperatureinflüsse, Antagonisten des vegetativen Systems, Acetylcholin, Melatonin und Serotonin.

Die *Kontraktionsgeschwindigkeit* wird durch langdauernde Vorbeleuchtung, Ionenmanipulationen und Katecholamine verringert, durch Temperatursenkung wird sie verlangsamt.

Die *Relaxationsphase* wird verkürzt durch Isoproterenol; durch Temperatursenkung und langdauernde Vorbeleuchtung wird sie verlängert; sie bleibt unbeeinflusst durch Veränderungen im äusseren Ionenmilieu.

Die *Wirkung der Katecholamine* auf die Lichtreaktion verändert sich nicht, wenn die Tiere, deren Iriden untersucht werden, mit Reserpin vorbehandelt werden. Unter dem Einfluss von Isoproterenol verschwindet die Temperaturempfindlichkeit der Kontraktionszeit und der Halbwertszeit der Relaxation. Die Effekte der Katecholamine an der Lichtreaktion kommen in erster Linie via β-Rezeptoren des sympathischen Systems zustande.

Die *vegetativen Rezeptoren* der Froschiris zeigen eine Differenzierung, die derjenigen höherer Wirbeltiere gleicht. Die Froschiris verfügt über cholinerge Rezeptoren sowie α- und β-Rezeptoren des adrenergen Systems. Vermutlich sind noch weitere rezeptive Strukturen vorhanden (z.B. für Melatonin und Serotonin).

Résumé

L'iris isolé de la grenouille (*Rana esculenta, Rana temporaria*) est capable de se contracter après une courte stimulation lumineuse et de se dilater dans l'obscurité. Contrairement à la relaxation, l'amplitude et la vitesse de la contraction dépendent de la stimulation. La vitesse de la réaction subit les fluctuations saisonnières.

Une illumination prolongée avant l'expérience, le changement de milieu ional et les catécholamines diminuent l'amplitude et la vitesse de la contraction déclenchée par la lumière. L'amplitude n'est influencée ni par différentes substances pharmacologiques ni par une diminution de la température. En revanche, l'abaissement de la température diminue la vitesse de contraction. L'abaissement de la température et une illumination prolongée avant l'expérience augmentent la phase de relaxation. Celle-ci n'est pas influencée par le changement du milieu ional.

Les effets de la catécholamine se produisent par l'intermédiaire des β-récepteurs. La réaction de l'iris des animaux traités par la réserpine est la même que celle des animaux non traités. L'accélération de la vitesse de contraction par la diminution de la température est antagonisée par l'Isoproterenol.

Les récepteurs du système végétatif de l'iris de la grenouille ressemblent à ceux des vertébrés evolués.

Summary

The isolated iris of the frog *(Rana esculenta, Rana temporaria)* is capable of contracting after a stimulus of light of short duration and of dilatation in the dark. The amplitude and speed of contraction dependent upon stimuli of light. On the contrary the relaxion of the iris is not dependent on stimulation. The rapidity of the reaction alters with the seasons.

Pre-illumination of long duration, modifications of the ionic milieu and catecholamines reduce the amplitude and the speed of light-induced contraction. Different drugs and reduction of termperature have no effect on the amplitude. The speed of contraction is slowed by reduction of temperature and pre-illumination of long duration but is not influenced by modification of the ionic milieu.

The effects of the catecholamines take place by means of the β-receptors. The irides of reserpine-treated frogs react similary to untreated animals. The acceleration of the speed of contraction by reduction of temperature is antagonised by Isoproterenol.

The receptors of the vegetative system of the frog-iris resemble those of highly evolved vertebrates.

BIBLIOGRAPHIE

ARDEN, G. B., H. IKEDA and J. M. SIEGEL. 1966. *New components of the mammalian receptor potential and their relation to visual photochemistry.* Vision Res. 6: 373-384.

— H. BRIDGES, IKEDA and J. M. SIEGEL. 1966. *Rapid light induced potentials common to plant and animal tissues.* Nature 212: 1235-1236.

ARIENS, E. J. 1954. *Affinity and intrinsic activity in the theory of competitive inhibition.* Arch. int. pharmacodyn. 99/1: 32-48.

— J. M. VAN ROSSUM and A. M. SIMONIS. 1957. *Affinity, intrinsic activity and drug interactions.* Pharmacol. Rev. 9: 218-236.

ARMSTRONG, P. B. 1942. *Cholinesterase in the amphibian sphincter pupillae.* J. cell. a. comp. Physiol. 20: 47-53.

ARNOLD, F. 1841. *Lehrbuch der Physiologie des Menschen* II p. 887.

AXELSSON, J., E. BUEDING and E. BUELBRING. 1959. *The action of adrenaline on phosphorylase activity and membran potential of smooth muscle.* J. Physiol. 148: 62P.

— E. BUEDING and E. BUELBRING. 1961. *The inhibitory action of adrenaline on intestinal smooth muscle in relation to its action on phosphorylase activity.* J. Physiol. 156: 357-374.

— and E. BUELBRING. 1961. *Metabolic factors affecting the electrical activity of intestinal smooth muscle.* J. Physiol. 156: 344-356.

AZUMA, T., A. BINIA and M. B. VISSCHER. 1965. *Adrenergic mechanisms in the bullfrog and the turtle.* Amer. J. Physiol. 209: 1287-1294.

BAGNARA, J. T. and M. OBIKA. 1967. *Light sensivity of melanophores in neural crest explants.* Experientia 23/2: 155-157.

BARR, L. and M. ALPERN. 1963. *Photosensivity of the frog iris.* J. gen. Physiol. 46: 1249-1265.

BECKER, H. E. and R. A. CONE. 1966. *Light-stimulated electrical responses from skin.* Science 154: 1051-1053.

BLACK, J. W. et al. 1964. *A new adrenergic β-receptor antagonist.* Lancet 1964: 1080.

BOHR, D. 1964. *Electrolytes and smooth muscle contraction.* Pharmacol. Rev. 16: 85-110.

BRIGGS, A. and S. MELVIN. 1961. *Ion movements in isolated aortic strips.* Amer. J. Physiol. 201: 365-368.

BRINK, F. 1954. *The role of calcium ions in neural processes.* Pharmacol. Rev. 6: 243-298.

BROWN-SEQUARD *. 1847. *Recherches expérimentales sur l'action de la lumière et celle d'un changement d'animaux vertébrés.* C. R. Acad. Sciences 4. octobre 1847 XXV: 482.

— 1859. Journal de la physiologie de l'homme et des animaux. Vol. II: 281.

BUDGE, J. 1854. *Die Bewegung der Iris.* Braunschweig 1854.

v. CAMPENHAUSEN, C. 1963. *Quantitative Beziehungen zwischen Lichtreiz und Kontraktion des Musculus sphincter pupillae vom Scheibenzüngler (Discoglossus pictus).* Kybernetik 1: 249-267.

— and D. FENDER, 1967. *A direct experiment on the problem of the light sensivity of the iris.* Pflügers Arch. 295: 227-231.

CLARK, A. J. 1937. *The mode of action of drugs on cells.* Baltimore 1937.

DERMAN, H. und M. MONNIER. 1946. *Zwischenhirn und Sehfunktion: Die Rolle des Zwischenhirns bei der pupillaren und retinalen Helligkeitsadaptierung beim Frosch.* Helv. Physiol. Acta. 4: 165-180.

DRISCHEL, H. 1957. *Untersuchungen über die Dynamik des Lichtreflexes der menschlichen Pupille.* Pflügers Arch. 264: 145-168.

EDGREN * 1879. Upsal. laekar. Förhandl. XI/XIII.

EDMAN, K. A. P. and H. O. SCHILD. 1962. *The need for calcium in the contractile response induced by acetylcholine and potassium in the rat uterus.* J. Physiol. 161: 424-436.

ERLIJ, D., R. CETRANGOLO and R. VALADEZ. 1965. *Adrenotropic receptors in the frog.* J. Pharmacol. and Exp. Ther. 149: 65-70.

FLEMING, W. W. 1963. *A comparative study of supersensivity to norepinephrine and acetylcholine produce by denervation, decentralization and reserpine.* J. Pharmacol. and Exp. Ther. 141: 173-179.

FREUNDT, K. J. 1964. *Der Nachweis von adrenergen α- und β-Rezeptoren in der Mäuseiris.* Pflügers Arch. 281: 34.

— 1965. *Adrenergic α- and β-receptors in the mouse iris.* Nature 206: 725-726.

FURCHGOTT, R. F. 1954. *Dibenamine blockade in strips of rabbit aorta and its use in differentiating receptors.* J. Pharmacol. 111: 265-284.

GROBECKER, H. und P. HOLTZ. 1965. *Ueber die Brenzkatechinamine im Froschherzen und in der Froschhaut vor und nach Verabfolgung von α-Methyldopa.* Experientia 22/1: 42-43.

GUTH, E. 1901. *Untersuchungen über die direkte motorische Wirkung des Lichtes auf den sphincter pupillae des Aal- und Froschauges.* Pflügers Arch. 85: 119-142.

GYSI, E. 1879. *Beiträge zur Physiologie der Iris.* Diss. Bern 1879.

HADJIMICHALIS, S. 1931. *Die Wirkung von Acetylcholin und Histamin auf die Irismuskulatur des enucleierten Froschauges.* Arch. exp. Path. und Pharm. 160: 49-52.

HASSELBACH, W. 1963. *Mechanismen der Muskelkontraktion und ihre intrazelluläre Steuerung.* Naturwissenschaften 50: 249-256.

HERTEL, E. 1907. *Experimenteller Beitrag zur Kenntnis der Pupillenverengerung auf Lichtreiz.* Graef. Arch. f. Ophthal. 65: 106-134.

HESS, W. R. 1949. *Kleine Beiträge zur Biologie der Wirkstoffe.* Helv. Physiol. Acta 7: 178-188.

HODGKIN, A. L. and R. D. KEYNES. 1955. *Active transport of cations in giant axons from Sepia and Loligo.* J. Physiol. 128: 28-59.

HORNUNG, J. und J. STEGEMANN. 1963. *Ein nichtlineares kybernetisches Modell für die Pupillenreaktion auf Licht.* Z. f. Biol. 114: 25-48.

KLAUS, W. und G. KUSCHINSKY. 1962. *Ueber die Wirkung von Digitoxigenin auf den zellulären Calcium-Umsatz im Herzmuskelgewebe.* Arch. exp. Path. und Pharm. 244: 237-253.

— und H. LUELLMANN, 1964. *Calcium als intrazelluläre Ueberträgersubstanz und die mögliche Bedeutung dieses Mechanismus für pharmakologische Wirkungen.* Klin. Wochenschr. 42: 253-259.

KOELLA, W. und J. C. RUEGG. 1952. *Die Wirkung von Adrenalin auf den isolierten sphincter iridis.* Z. exp. Med. 118: 390-398.

— and SCHAEPPI, U. 1962. *The reaction of the isolated cat iris to serotonin.* J. Pharmacol. exp. Therap. 138: 154-158.

KRAPP, J. 1962. *Elektronenmikroskopische Untersuchungen an der Iris der Hauskatze.* Z. f. mikroskop.-anat. Forschung 68: 418-433.

LERNER, A. B., J. D. CASE, Y. TAKAHASHI, T. H. LEE, W. MORI. 1958. *Isolation of melatonin the pineal gland factor that lightens melanocytes.* J. Am. Chem. Soc. 80: 2587.

MAGITOT, A. 1921. *L'Iris.* Paris 1921.

MAGNUS, R. 1899. *Beiträge zur Pupillarreaktion des Aal- und Froschauges.* Z. f. Biol. 20: 567-606.

MALMFORS, T. 1965. *Studies on adrenergic nerves.* Acta physiol. Scand. 64 Suppl.: 248.

MARK, J. S. T. 1956. *An electron microscope study of uterine smooth muscle.* Anat. Record 125: 473-483.

MUELLER, H. * 1859. Würzb. Verhandl. X.

MURASE, H. 1922. *Zur Frage der direkten Erregbarkeit der Säugeriris durch Licht.* Pflügers Arch. 197: 261-269.

MUSCHOLL, E. and M. VOGT. 1958. *The action of reserpine on the peripheral sympathetic system.* J. Physiol. 141: 132-155.

NEPVEU, A. 1907. *La photo-irritabilité de l'iris.* Diss. Paris 1907.

OBIKA, M. and J. T. BAGNARA. 1963. *Photic influences on Xenopus melanophores in tissue culture.* Am. Zool. 3: 495.

PAUSCHINGER, P., H. LORKOVIC und K. BRECHT. 1964. *Wirkungen des Ca-Entzuges auf das Membranpotential und die mechanische Aktivität der isolierten phasischen Skelettmuskelfaser des Frosches.* Pflügers Arch. 278: 541-552.

POWELL, C. E. and J. M. SLATER. 1958. *Blocking of inhibitory receptors by a dichloro analogue of isoproterenol.* J. Pharmacol. exp. Ther. 122: 480-488.

PRECHT, H., J. CHRISTOPHERSEN, H. HENSEL. 1955. *Temperatur und Leben.* Berlin, Göttingen, Heidelberg 1955.

QUAY, W. B. 1965 a. *Retinal and pineal hydroxyindole-o-methyltransferase activity in vertebrates.* Life Sciences 4: 983-986.

— 1965 b. *Indole derivates of pineal and related in neural and retinal tissues.* Pharmacol. Rev. 17: 321-345.

REIN, H. 1960. *Einführung in die Physiologie des Menschen.* Berlin 1960.

ROMEIS, B. 1928. *Taschenbuch der Mikroskopischen Technik.* München 1928.

RUEGG, J. C. und W. R. HESS. 1953. *Adrenalin, Noradrenalin und Acetylcholin an den Irismuskeln.* Helv. physiol. Acta 11: 216-238.

SCHAEPPI, U. and W. P. KOELLA. 1964 a. *Reaction of isolated pig iris sphincter to electrical stimulation and acetylcholine.* Am. J. Physiol. 206: 255-261.

— 1964 b. *Adrenergic innervation of cat iris sphincter.* Am. J. Physiol. 207: 273-278.

— 1964 c. *Innervation of cat iris dilator.* Am. J. Physiol. 207: 1411-1416.

SCHUR * 1892. Zs. f. rat. Med. XXXI: 1868.

STEINACH, E. 1892. *Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der Iris.* Pflügers Arch. 52: 495-524.

v. STUDNITZ, G. 1932. *Studien zur vergleichenden Physiologie der Iris.* Pflügers Arch. 229: 492-537.

VAN DER LEK., J. DE HEER, A. C. J. BURGERS and G. T. VAN OORDT. 1958. *The diret reaction of tailfinmelanophores of Xenopus tadpoles to light.* Acta Physiol. et Pharmacol. Neer. 7: 409.

VAN HERK, A. W. H. 1928. *Le rétrécissement par éclairage de la pupille de l'iris isolé.* Arch. néerl. physiol. 13: 534-568.

WALLS, G. L. 1963. *The vertebrate eye.* New York 1963.

WAUGH, W. H. 1962. *Role of calcium in contractile exitation of vascular smooth muscle by epinephrine and potassium.* Circulat. Res. 11: 927-929.

WEALE, A. 1956. *Observations on the direct effect of light on the irides of Rana temporaria and Xenopus laevis.* J. Physiol. 132: 257-266.

ZETTNER, A. 1956. *Ueber die Lichtreaktion der Froschhaut-Chromatophoren.* Z. f. Biol. 108: 210-216.

* Zitiert nach NEPVEU (1907) und STEINACH (1892)

Gegenwärtige Adresse:

Angiologische Station der
Medizinischen Universitätsklinik
4000 Basel/Schweiz

Tome 76, nº 44 — Décembre 1969

Serum electrolytes and clotting factors in rats during blood loss by cardiac puncture: Effect of Norethynodrel with Mestranol on serum Magnesium

by

N. F. GOLDSMITH [1], H. HUGGEL and H. K. URY

Laboratory of Comparative Anatomy and Physiology, University of Geneva, Switzerland. and Environmental Epidemiology California State Department of Public Health, Berkeley, USA

With 4 figures and 3 tables.

INTRODUCTION

Serum concentrations of magnesium, calcium and phosphate are lower in women using oral contraceptives compared to non-users (GOLDSMITH and GOLDSMITH, 1966; COLLEN, 1967; PULKKINEN and WILLMAN, 1967). Experiments in rats showed that serum calcium, but not serum magnesium concentrations, were lower after treatment with norethynodrel with mestranol ('Enovid') (GOLDSMITH, HUGGEL and BOUVIER, 1966). Since the rats studies had required rapid removal of a large fraction of the total blood volume, we undertook an examination of experimental hemorrhage to resolve the apparent discrepancy in human and animal studies.

During experimental hemorrhage, pH levels fall to approximately 7.0, serum ion concentrations rise and blood clotting is accelerated with a consequent decresae in fibrinogen levels (HARDAWAY *et al.*, 1964; ALTMAN and DITTMER, 1961; HARDAWAY *et al.*, 1962). Increases in platelet numbers and in thromboplastic activity during hemorrhage have been observed but may be dependent on an intact spleen (TURPINI and STEFANINI, 1959).

[1] Correspondence: Dr. N. F. Goldsmith, Kaiser Foundation Research Institute Oakland California 94611.

In this paper we estimate the gradients in pH, electrolytes and clotting factors in normal rats after hemorrhage by sequential cardiac puncture. Compared to control animals, rats injected with norethynodrel with mestranol have a diminished magnesium shift with hemorrhage.

METHODS

Sprague-Dawley rats, weight between 100-200 g, were maintained on prescribed diets for five days. Three diets were used: a standard laboratory chow (Girard ground pellets, magnesium 0.3%, Ca/Mg = 10); an enriched formula with added vitamins and trace minerals (Altromin, magnesium 1.5%, Ca/Mg = 9); and a magnesium-poor, enriched formula (Altromin-Mg, magnesium 0.01%). Groups included controls after 5 days on the diet (day 0 controls), rats injected subcutaneously with corn oil 0.1 ml per day for 3 or 4 additional days (oil-injected), or with Enovid in corn oil, 1 mg per kg per day (Enovid-injected) and non-injected controls.

After ether anesthesia, the chest was opened and the animal was bled by repeated cardiac punctures at different sites in the right ventricle. Separate siliconized 2 ml syringes and needles were used for each blood sample; syringes coated with siliconized oil were used for the pH study. Sample volumes were noted to 0.1 ml. The syringes when calibrated with distilled water had a coefficient of variation of less than 1 percent. Blood samples were randomly numbered in expts. 2-8.

Glass capillary clotting time was tested on fresh whole blood taken from the needle tip; other clotting tests were determined on citrated blood the same day. Potassium was analyzed in fresh serum; other ions were analyzed after storage at —30°C. Clotting tests included glass capillary clotting time read at 15-second intervals (Lee and White, 1913), fibrinogen (Clauss, 1957), thromboelastographic amplitude after 25 minutes, TEG$_\alpha$, and thromboelastographic recalcification time, TEG$_{r_i}$ (von Kaulla, 1962; Goldsmith *et al.*, 1966). TEG amplitude, a measure of clot elasticity, is augmented by increased in fibrinogen, platelets and fibrin stabilizing factor (De Nicola, 1957; Sigg and Duckert, 1963); TEGr is prolonged by decreases in prothrombin and calcium. Counts were made of platelets, leucocytes and red cells (Rees and Ecker, 1923; Leuenberger and Lorenz, 1959).

Serum magnesium and calcium were analyzed by atomic absorption spectrophotometry (Willis, 1963), potassium by flame photometry (Evans, 1965), phosphate by the micro method of Baginski and Zak (1960), blood pH with the Sanz apparatus using two standard buffers. Ion determinations were made in duplicate. The Wilcoxon matched pairs signed rank test and Student's t were used to test for significance (Siegel, 1956).

The method of hemorrhage by cardiac puncture was standardized, and changes in clotting characteristics, serum pH and serum ion concentrations were investigated in expts. 1-3. Total blood volume was calculated from the equation of FERNANDEZ, RETTORI and MEJIA (1966): BV ml/100 g body weight = 9.94 — 0.12 B Wt. Cumulative percent blood loss was estimated for each blood sample. In expt. 1, two successive blood samples, approximately 2.5 ml each, were removed by cardiac puncture; blood losses estimated from the equation were 20 and 40 percent. In expt. 2, sample volumes were accurately recorded, but extracardiac losses were not measured, so that the hemorrhage curve may be underestimated by 1-2 percent at any point. In expt. 3 and subsequent experiments, extracardiac blood losses, measured with cellulose sponges, were distributed equally over the volumes taken by heart puncture. No correction was made for blood specific gravity.

In expt. 4, using 34 rats, 155 g average weight, the volumes removed in two cardiac punctures were 1.98 $\pm$ 0.17 ml and 1.92 $\pm$ 0.19 ml. Extracardiac losses averaged 6 percent of total blood volume, and estimated blood losses for the two samples were 18.8 and 37.2 percent. The mean etherization time was 119 $\pm$ 28 secs. The average time between the ventral incision and withdrawal of the first sample was 14 $\pm$ 13 secs; for the second sample, 94 $\pm$ 55 secs. In expt. 7, 24 rats, 100 g average weight, the volumes removed were 1.95 $\pm$ 0.16 and 1.03 $\pm$ 0.55 ml; extracardiac losses were 6 percent; estimated blood losses for the two samples were 25.2 and 39.4 percent. Etherization time was 118 $\pm$ 28 secs; withdrawal times were 27 $\pm$ 18 secs for the first sample and 98 $\pm$ 30 secs for the second sample.

ΔMg, the computed shift in serum magnesium concentration between 20 and 40 percent hemorrhage was defined in expts. 4-5; the effects of Enovid injection were examined in expts. 6-7. Female rats were used in all experiments except 5.

RESULTS

Two successive blood samples were removed by cardiac puncture from 14 rats (Table 1). Serum magnesium concentrations increased in the second blood samples compared to the first. The elasticity of the clot (TEG α) increased, although fibrinogen and platelets were relatively stable. In expt. 5 glass clotting time decreased 0.8 min between 21.4 and 38.4 percent hemorrhage.

Two to five blood samples were removed from 6 rats, 129 g average weight (expt. 2). Occasional samples were too small, so that pH could be determined but not magnesium, or the blood clotted in the syringe so that volume could be noted but not pH. Accordingly, curves of percent hemorrhage and serum magnesium concentrations were constructed from clustered pH values (Fig. 1). pH decreased

TABLE 1

Variability in Serum Magnesium and Clotting factors in Paired Blood Samples taken by Cardiac Puncture—Normal Rats

Expt.		N	Sample 1	Sample 2	$p <$ *
1**	magnesium, mEq/l	11	2.26 ± 0.33 (0)	2.67 ± 0.29 (66.0)	.001
	TEG α, mm	14	52.7 ± 4.9 (10.5)	55.9 ± 3.9 (94.5)	.01
	TEG r, mm	14	4.8 ± 2.3 (53.0)	4.6 ± 1.9 (52.0)	1.0
	fibrinogen, mg/100 ml	14	166 ± 29 (68.5)	160 ± 29 (36.5)	.5
	platelets/$mm^3 \times 10^5$	11	10.5 ± 2.3 (46.0)	10.2 ± 1.7 (20.0)	.3
	erythrocytes/$mm^3 \times 10^6$	8	6.8 ± 0.4 (29.5)	6.2 ± 0.6 (6.5)	.2
	leucocytes/$mm^3 \times 10^3$	6	16.6 ± 12.7 (16.0)	10.1 ± 4.6 (5.0)	.4
5***	coagulation time, min	6	2.4 ± 1.0 (21.0)	1.6 ± 1.2 (0)	.03

N refers to paired samples only; values: mean ± 1 SD and, in parentheses, rank sum corresponding to sample.

*Probabilities according to 2-sided Wilcoxon matched pairs signed rank test (Siegel, 1956).

**Approximate blood loss: sample 1, 20%, sample 2, 40%; extraneous blood losses were not measured. 14 female rats, weight 155 ± 12 g.

***Computed blood loss: sample 1, 21.4%, sample 2, 38.4%. 6 male rats, weight 183 ± 18 g.

from approximately 7.3 to 7.0 during removal of about half of the total blood volume; serum magnesium rose from 2.08 to 7.72 mEq/1. Between 20 and 40 percent hemorrhage, the pH decrease seemed fairly uniform; the associated rise in serum magnesium was 0.31 mEq/1. The average withdrawal times for succeeding blood samples figured on the hemorrhage curve were 32, 58, 128 and 163 secs. Forty percent hemorrhage occurred at approximately 100 secs.

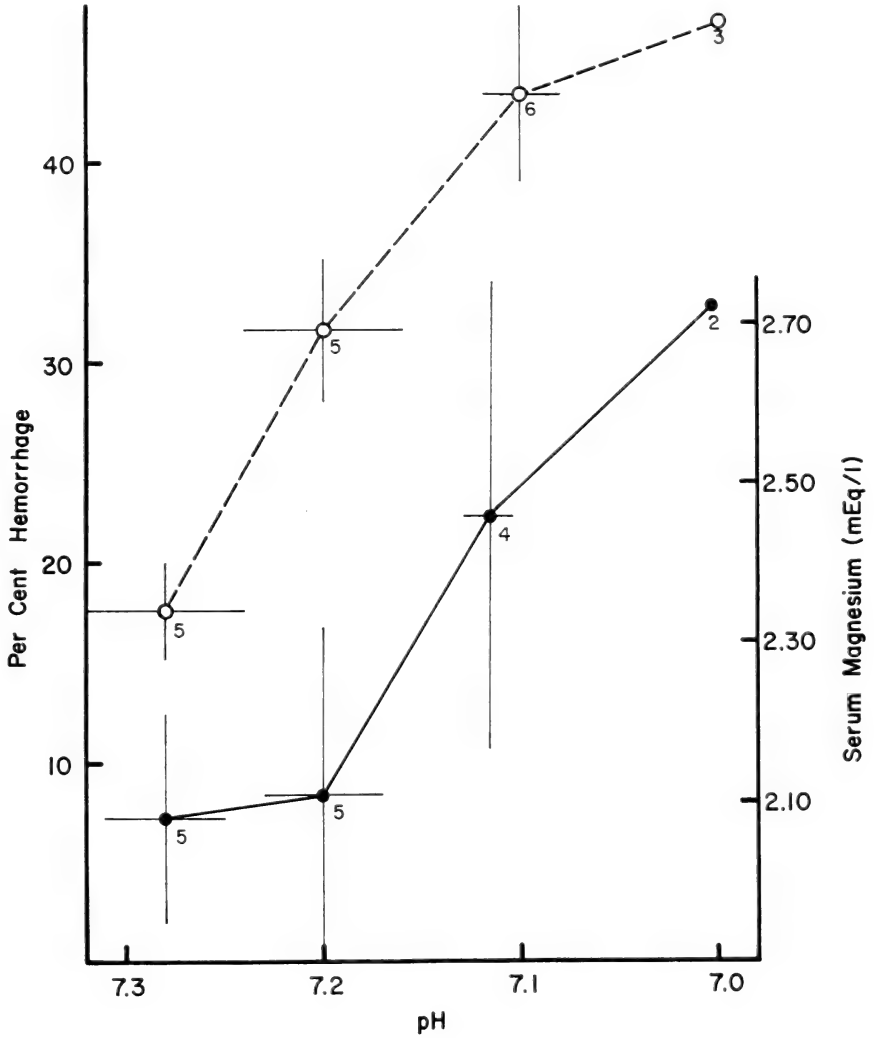


FIG. 1.

Two to five blood samples were removed by cardiac puncture from six rats, 129 ± 15 g; pH and sample volumes were noted. Curves of percent hemorrhage o- - - -o and serum magnesium o————o were constructed from clustered pH values. Expt. 2.

Changes in serum magnesium, calcium, potassium and phosphate concentrations after four cardiac punctures are shown in Fig. 2 (expt. 3). Serum magnesum concentrations seemed to increase rectilinearly between 16 and 37 percent hemorrhage. Note that the cation increases were almost complete at 37 percent hemorrhage, but phosphate relative to the other ions had a marked rise in the last blood sample. In expt. 6 (3 punctures), phosphate increased 0.03 mEq/1 between 18 and 35 percent hemorrhage, 0.80 mEq/1 between 35 and 43 percent hemorrhage.

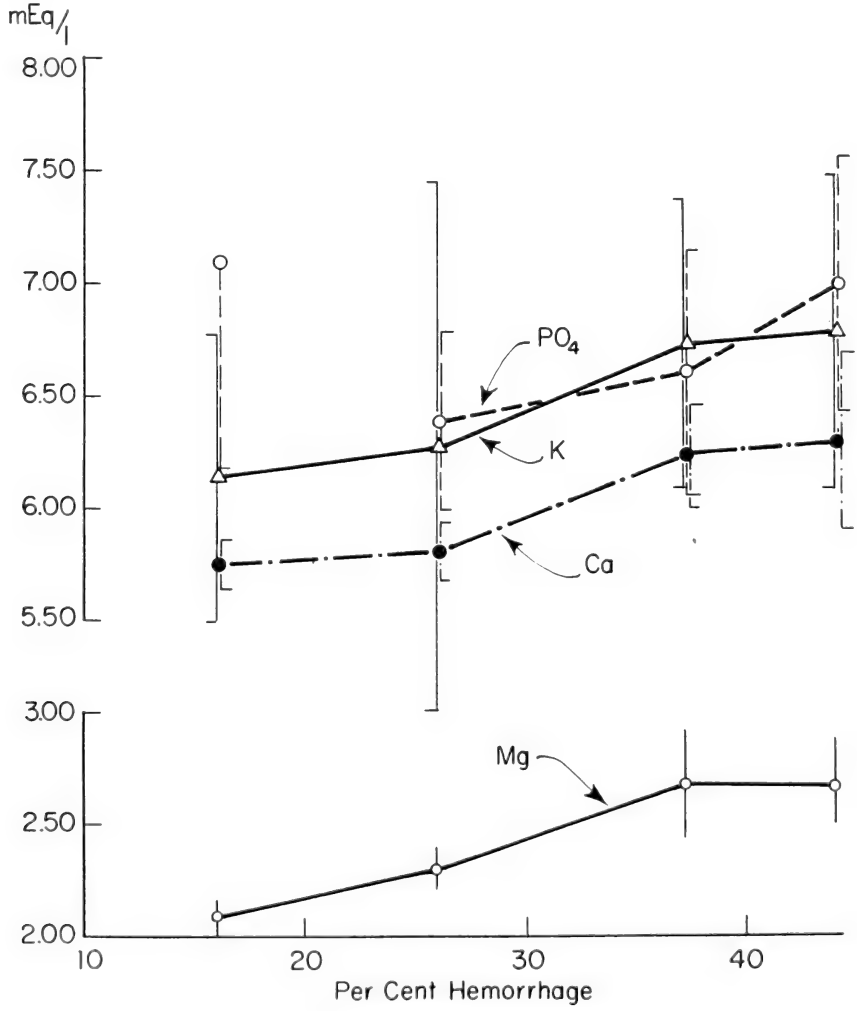


FIG. 2.

Changes in serum magnesium o————o, calcium o-·-·-·-o, potassium Δ————Δ and phosphate o- - - -o, after four cardiac punctures. Each point represents four to six analyses; vertical bars, ± 1 SD. Expt. 3.

Between 21 and 38 percent losses of total blood volume (2 punctures), mean values for magnesium concentrations rose 0.26 mEq/1, $p < .005$ (t test [Fig. 3, expt. 5]). When the average slope was extended to 20 and 40 percent hemorrhage, the computed magnesium shift with hemorrhage, ΔMg, was 0.31 mEq/1. When each pair of magnesium concentrations was extrapolated to 20 and 40 percent hemorrhage, the paired magnesium shifts averaged 0.32 ± 0.22 mEq/1. The results for calcium concentrations were more variable: between 20 and 40 percent hemorrhage ΔCa was computed as 0.16 mEq/1; the paired calcium shift was

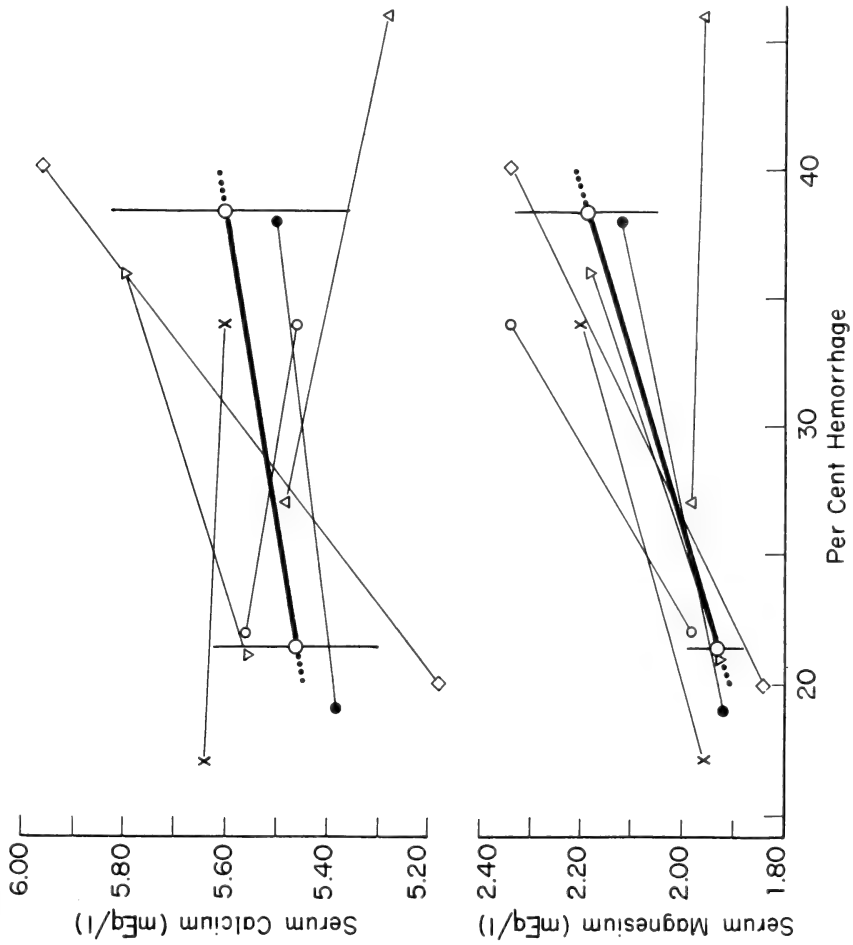


FIG. 3.

Serum magnesium and calcium changes with hemorrhage, normal rats, two cardiac punctures. Average values of the ions at 21.4 and 38.4 percent hemorrhage were extrapolated to 20 and 40 percent hemorrhage. The calculated shifts were ΔMg 0.31 mEq/1; ΔCa 0.16 mEq/1. Vertical bars, $\pm$ 1 SD. Expt. 5.

0.14 ± 0.36 mEq/1. In expt. 4, normal females, 158 g., 2 punctures only, complete Altromin diet, ΔMg was 0.34 mEq/1, ΔCa 0.11 mEq/1. Computed data for ΔMg, ΔCa, ΔK and ΔPO_4 in normal rats on various diets after 2-4 punctures are given in Table 2.

ΔMg, ΔK, ΔCa in Enovid-injected animals were substantially less than the values in oil-injected rats (Table 2, Girard diet, expt. 6). On magnesium-poor Altromin diet, ΔMg for Enovid-injected rats was one-third the values for control rats (Table 2, expt. 7). The observed magnesium increase was significantly less in the Enovid-injected groups $p < .005$ (Table 3); body weights, etherization and withdrawal times and sample volumes were not significantly different between groups (*t* test).

DISCUSSION

During blood loss by cardiac puncture, hydrogen ion accumulated in the blood (measured as a fall in blood pH) by several possible mechanisms: depression of respiration during anesthesia; interruption of respiratory exchange after thoracotomy; decreased blood flow, stasis and diminished buffer capacity after blood loss; and continued hydrogen production from cellular metabolism. Fig. 4 compares serum magnesium increases after hemorrhage to *in vitro* studies of

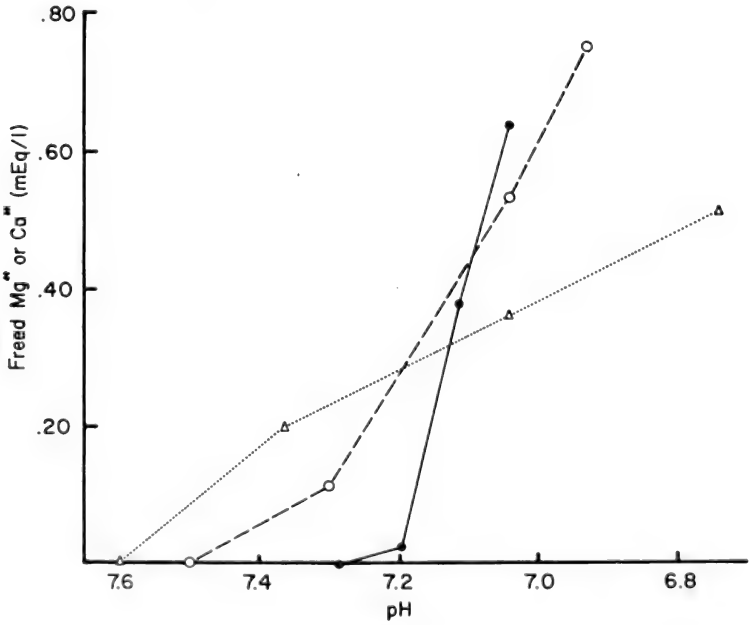


FIG. 4.

As pH decreased, free bivalent cations increased, hemorrhage in rats compared with calcium binding studies *in vitro*. o————o rat hemorrhage (expt. 2) Mg^{++}; o- - - -o 2% serum albumin, $Ca,^{++}$ Carr (1953); Δ.....Δ rat microsomes, $Ca,^{++}$ CARVALHO (1963).

TABLE 2

Changes (Δ) in Serum Electrolytes between 20 and 40 percent Hemorrhage in control and Enovid-Injected Rats

Expt.	Diet	Punctures	Treatment	Body Wt., g	40% Hem.* Time, secs	ΔMg	mEq/l ΔCa	ΔK	ΔPO_4
3	Altromin	4	Control, 0	175 ± 10	150	.51	.88	.57	—
6	Girard	3	Control	156 ± 12	93	.09	—.02	.77	.49
			Oil-injected	153 ± 8	78	.14	.17	.95	.69
			Enovid-injected	149 ± 10	71	.06	—.04	.51	.66
4	Altromin	2	Control, 0	158 ± 16	127	.34	.11		
5	Altromin	2	Control, 0	183 ± 18	92	.31	.16		
7	Altromin-Mg	2	Control, 0	98 ± 2	107	.38	.29		
			Control	99 ± 4	87	.29	.29		
			Oil-injected	96 ± 7	106	.24	.07		
			Enovid-injected	103 ± 7	91	.08	.22		

N = 6 for all groups. Controls, 0, were killed after 5 days on the various diets; other groups were killed after an additional 3 or 4 days. Expt. 4 male rats.

*Elapsed time between ventral incision and computed time for 40 per cent hemorrhage (group means).

TABLE 3

Serum Magnesium and Calcium changes after two Cardiac Punctures Injected Rats, Magnesium-Poor Diet

	Sample 1			Sample 2			Observed Increase*	
	Hemorrhage %	Mg. mEq/1	Ca mEq/1	Hemorrhage %	Mg. mEq/1	Ca mEq/1	Mg. mEq/1	Ca mEq/1
Control, 0	25.0 ± 1.5	1.36 ± 0.12	5.45 ± 0.12	40.8 ± 4.4	1.66 ± 0.28	5.68 ± 0.13	.31 ± .19	.23 ± .15
Control	26.7 ± 2.3	1.19 ± 0.24	5.04 ± 0.14	39.5 ± 4.2	1.39 ± 0.27	5.25 ± 0.15	.20 ± .11	.21 ± .16
Oil-injected	25.8 ± 1.9	1.33 ± 0.16	5.05 ± 0.09	40.0 ± 6.0	1.50 ± 0.18	5.10 ± 0.24	.18 ± .08	.05 ± .19
Enovid-injected	24.9 ± 4.2	1.30 ± 0.10	5.05 ± 0.22	39.2 ± 4.7	1.36 ± 0.11	5.22 ± 0.17	.06 ± .04**	.17 ± .16

N = 6 for all groups; for body weights, see Table 2.

*Difference between samples 1 and 2.

**Enovid-injected rats had lower values for observed magnesium increases than control groups, $.005 > p > .001$ (t test). Expt. 7.

calcium released from binding sites on serum albumin (CARR, 1953) and microsomal membranes (CARVALHO, 1963) over approximately the same pH ranges. The *in vitro* data gave the quantity of calcium bound at each pH level under equilibrium conditions; the reaction was complete in approximately 5 seconds (CARR, 1953). We calculated the difference between calcium bound at a given pH and the next lower pH and assumed that with an identical pH shift under transient conditions, the same quantity of calcium would be freed. Since magnesium and calcium have virtually identical binding affinities in various proteins and in microsomal and red cell membranes (CARR and WOODS, 1955; CARVALHO, SANUI and PACE, 1963), we suggest that the rise of serum magnesium during hemorrhage was a result of the pH decrease. It seems likely that the freed magnesium originated from intravascular binding sites, but further experiments are needed to estimate the contributions from intracellular membranes, limiting membranes or proteins.

SCHRIER (1966) and HOFFMAN (1962) showed that magnesium preserves membrane cohesion and normal impermeability of the red blood cell. With loss of bound magnesium during hemorrhage, intracellular thromboplastin may have leaked out, thereby enhancing the extrinsic clotting process. The late increase in serum phosphate during hemorrhage, observed also by BEECHER *et al.* (1947), may be additional evidence of membrane leakiness (SCHRIER, 1966). The decrease in coagulation time and increase in TEGα with hemorrhage may equally reflect acceleration of the fibrinogen-fibrin conversion in the presence of increasing hydrogen ion concentration (SHULMAN and FERRY, 1950). Other mechanisms for the increased coagulability cannot be excluded, but cell and platelet counts gave no indication of splenic or pulmonary discharge between samples. An increase in fibrin stabilizing factor (SIGG and DUCKERT, 1963) was not tested for. We suggest that pH changes during rapid hemorrhage by repeated cardiac puncture may have resulted in a loss of magnesium from membrane sites, increased membrane permeability and, directly or indirectly, acceleration of clotting.

Ether anesthesia was not likely to have produced the increases in magnesium and other serum ion concentrations. In an unanesthetized rabbit, bled repeatedly from a single cardiac puncture, ΔMg was 0.47 mEq/l, ΔCa 0.51 mEq/l, and ΔK 1.12 mEq/l (unpublished data). BEECHER *et al.* (1946) observed increases in serum magnesium and phosphate concentrations in battle casualties after severe blood loss. VERAGUT and SMITH (1964) reported that serum potassium increased as pH decreased in dogs hemorrhaged after pentobarbital anesthesia. However, prolongation of the experiment time, estimated as the elapsed time to 40 percent hemorrhage, may result in further accumulation of hydrogen ion and greater shifts in serum ion concentration (compare expt. 3 with 4 and 5).

To interpret the hemorrhage experiments in the injected animals, we assumed that pH shifts were equal if etherization and withdrawal times and sample volumes were equivalent between groups. In the Enovid-injected rats, particularly on the

deficient diet, it is likely that less magnesium was bound and available for release during hemorrhage. Correspondingly, lowered concentrations of serum magnesium in women using contraceptive drugs may result in decreased amounts of magnesium bound to intravascular membranes and proteins.

Enovid-injected rats on the Girard diet seemed to have less serum magnesium, calcium and potassium available compared to oil-injected controls; phosphorus concentrations were not different. Since urinary and fecal cations were also lower after Enovid injection (unpublished data), while osseous magnesium increased (GOLDSMITH and BAUMBERGER, 1967), the serum changes could reflect a general accumulation of cation at the bone.

In the oil-injected rats on magnesium-poor Altromin diet, ΔCa was 0.07 mEq/l, one-third or less than control and Enovid-injected groups. On Girard diet, oil-injected rats after 3-4 daily injections apparently had a greater calcium shift with hemorrhage than control and Enovid-injected groups. However, after 6-15 daily injections, oil-injected groups appeared to have *less* calcium in cardiac muscle, although the number of animals (4 per group) was too small to determine significance: control 9.2 ± 2.5, oil-injected, 8.2 ± 2.2, Enovid-injected 9.4 ± 2.3 mEq/gm muscle. After 26-28 injections, oil-injected animals had significantly less osseous calcium than controls (GOLDSMITH and BAUMBERGER, 1967). During 15 days of observation, daily fecal and urinary calcium, magnesium and potassium concentrations in the oil-injected groups were not significantly different from controls. We have no explanation for the apparent decrease in calcium binding after prolonged corn oil injection, but similar observations have been made in rats fed a diet high in corn oil and with Ca/Mg = 7 (HELLERSTEIN *et al.*, 1960).

SUMMARY

To test for serum ion availability, Sprague-Dawley rats were bled by repeated punctures of the right ventricle. Total blood volume and the percent hemorrhage of each blood sample were calculated from the equation of Fernandez, Rettori and Mejia. Approximately 40 percent of the total blood volume was withdrawn in less than 100 seconds. Comparing successive blood samples obtained by cardiac puncture, pH and glass clotting time were diminished, clot elasticity was augmented, and serum magnesium, calcium, potassium and phosphate concentrations were increased.

To compare groups of animals, average values for serum ions at observed hemorrhage points were used to construct an average slope. The slope was then extended to a reference interval between 20 and 40 percent hemorrhage. In normal rats the average increase in serum magnesium concentrations between 20 and 40 percent hemorrhage was 0.32 mEq/l. With a magnesium-poor diet, the magnesium

shift was 0.29 mEq/l for controls, 0.25 mEq/l for oil-injected, and 0.08 mEq/l for rats injected with norethynodrel with mestranol in oil.

These findings suggest that pH decreases during hemorrhage resulted in a release of magnesium from intravascular binding sites, increased membrane permeability and, directly or indirectly, acceleration of clotting. Less magnesium was available in animals injected with norethynodrel with mestranol.

Résumé

Pour étudier la quantité d'ions libres dans le sérum, on a fait des ponctions répétées du ventricule droit chez des rats de la souche Sprague-Dawley. Le volume de sang total et le pourcentage d'hémorragie pour chaque échantillon de sang ont été calculés d'après l'équation de Fernandez, Rettori et Mejia. Environ 40% du du volume total de sang étaient prélevés en moins de 100 secondes. La comparaison des échantillons successifs montre que le pH et le temps de coagulation *in vitro* diminuent, l'élasticité du caillot augmente et les concentrations de magnésium, de calcium, de potassium et de phosphates augmentent.

Pour comparer différents groupes d'animaux, on a utilisé des valeurs moyennes des ions du sérum à des points donnés de l'hémorragie pour construire une courbe moyenne. Cette courbe était alors prolongée pour un intervalle de référence allant de 20 à 40% d'hémorragie. Chez les rats normaux, l'augmentation moyenne de la concentration du magnésium dans le sérum est de 0,32 mEq/l entre 20 et 40% d'hémorragie. Après un régime alimentaire pauvre en magnésium, le changement est de 0,29 mEq/l chez les témoins, de 0,25 mEq/l chez des rats qui ont reçu une injection d'huile seulement, et de 0,08 mEq/l chez les rats ayant reçu une injection de norethynodrel et mestranol en solution huileuse.

Ces résultats font penser que les diminutions de pH pendant l'hémorragie entraînent une libération de magnésium à partir de sites de liaison intravasculaires, une augmentation de la perméabilité de membrane et, directement ou indirectement, une accélération de la coagulation. Les animaux ayant reçu des injections de norethynodrel et mestranol disposaient de moins de magnésium.

Zusammenfassung

Um die Zahl der freien Ionen im Serum zu untersuchen, wurden an Ratten vom Stamm Sprague-Dawley wiederholte Punktionen des rechten Ventrikels vorgenommen. Die Gesamtblutmenge und der Prozentsatz der entnommenen Blutmenge für jede Probe wurden nach der Gleichung von Fernandez, Rettori und Mejia berechnet. Ungefähr 40% der Gesamtblutmenge wurden in weniger als 100 Sekunden entnommen. Der Vergleich von aufeinanderfolgenden Blutproben, die mittels Herzpunktion gewonnen wurden, zeigte, dass das pH und die

Gerinnungszeit sich in vitro vermindern, die Elastizität des Blutkuchens sich vergrössert und die Konzentration von Magnesium, Kalzium, Kalium und Phosphaten im Serum zunimmt.

Um verschiedene Gruppen von Tieren miteinander zu vergleichen, wurden Durchschnittswerte für die Ionen im Serum bei bestimmten Werten der entnommenen Blutmenge, bezogen auf die Gesamtblutmenge, verwendet, um eine Durchschnittskurve zu entwerfen. Diese Kurve wurde erweitert auf den Bereich zwischen 20 und 40% entnommenen Blutes im Bezug auf die Gesamtblutmenge. Bei normalen Ratten war die durchschnittliche Zunahme der Magnesiumkonzentration im Serum bei einer Blutentnahme von 20-40% der Gesamtblutmenge 0.32 mEq/1. Bei magnesiumarmer Nahrung war die Änderung der Magnesiumkonzentration 0.29 mEq/1 bei Kontrolltieren, 0.25 mEq/1 bei Tieren, die eine Ölinjektion erhalten hatten und 0.08 mEq/1 bei Tieren, die eine Injektion von Norethynodrel und Mestranol in öliger Lösung erhalten hatten.

Diese Ergebnisse weisen darauf hin, dass die Verminderungen des pH während der Blutentnahme eine Freisetzung von Magnesium aus Bindungsstellen innerhalb des Gefässsystems, eine Zunahme der Membranpermeabilität und, direkt oder indirekt, eine Beschleunigung der Gerinnung zur Folge haben. Bei Tieren, die eine Injektion von Norethynodrel und Mestranol erhielten, wurde weniger Magnesium freigesetzt.

Acknowledgements

We thank Dr. C. A. Bouvier for the thromboelastographic and fibrinogen studies, Dr. M. Sanz for the pH determinations, M. Reymond, M.-C. Perrin, M.-L. Huggel-Wolf, M. Hamzepour, M. Moles for technical assistance. The work was supported by a grant from the Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique (n° 3065) and the G. and A. Claraz Foundation.

REFERENCES

Altman, P. L. and D. S. Dittmer. 1961. *Blood and Other Body Fluids*, pp. 200-202. Federation of American Societies for Experimental Biology, Washington.

Beecher, H. K., F. A. Simeone, C. H. Burnett, S. L. Shapiro, E. R. Sullivan and T. B. Mallory. 1947. *The internal state of the severely wounded man on entry to the most forward hospital.* Surg. 22: 672-711.

Baginski, E. and B. Zak. 1960. *Micro-determination of serum phosphate and phospholipids.* Clin. Chim. Acta 5: 834-838.

Carr, C. W. 1953. *Studies on the binding of small ions in protein solutions with the use of membrane electrodes. II. The binding of calcium ions in solutions of bovine serum albumin.* Arch. Biochem. Biophys. 43: 147-156.

CARR, C. W. and K. R. WOODS. 1955. *Studies on the binding of small ions in protein solutions with the use of membrane electrodes. V. The binding of magnesium ions in solutions of various proteins.* Arch. Biochem. Biophys. 55: 1-8.

CARVALHO, A. P. 1963. *Calcium and Magnesium Binding Properties of Cell Membrane Materials.* Doctoral dissertation. University of California, Berkeley.

— H. SANUI and N. PACE. 1963. *Calcium and magnesium binding properties of cell membrane materials.* J. Cell Comp. Physiol. 62: 311-317.

CLAUSS, A. 1957. *Gerrinungsphysiologische Schnellmethode zur Bestimmung des Fibrinogens.* Acta Haematol. 17: 237-296.

COLLEN, M. P. 1967. *Preventive Health Services Research Program CD-00142-02 Annual Report.*

DE NICOLA, P. 1957. *Thromboelastography.* C. C. Thomas, Springfield.

FERNANDEZ, L. A., O. RETTORI and R. H. MEJIA. 1966. *Correlation between body fluid volumes and body weight in the rat.* Am. J. Physiol. 210: 877-879.

GOLDSMITH, N. F. and J. P. BAUMBERGER. 1967. *Mineral changes after norethynodrel.* Lancet ii: 567-568.

— and J. R. GOLDSMITH. 1966. *Epidemiological aspects of magnesium and calcium metabolism. Implications of altered magnesium metabolism in women taking drugs for suppression of ovulation.* Arch. Env. Health 12: 609-619.

— H. HUGGEL and C. A. BOUVIER. 1966. *The effects of norethynodrel with mestranol (Enovid) on serum cations and blood clotting in the rat.* Rev. suisse Zool. 73: 571-578.

HARDAWAY, R. M., W. H. BRUNE, E. F. GEEVER, J. W. BURNS and H. P. MOCK. 1962. *Studies on the role of intravascular coagulation in irreversible hemorrhagic shock.* Ann. Surg. 155: 241-250.

— M. J. ELOVITZ, W. R. BREWSTER, Jr., D. N. HOUCHIN, N. L. RENZI and D. R. JACKSON. 1964. *Influence of vasoconstrictors and vasodilators on disseminated intravascular coagulation in irreversible hemorrhagic shock.* Surg. Gynec. & Obstet. 119: 1053-1061.

HELLERSTEIN, E. E., M. NAKAMURA, D. M. HEGSTED and J. J. VITALE. 1960. *Studies on the interrelationships between dietary magnesium, quality and quantity of fat, hypercholesteremia and lipidosis.* J. Nutr. 71: 339-346.

HOFFMAN, J. F. 1962. *Cation transport and structure of the red cell plasma membrane.* Circulation 26: 1201-1213.

LEE, R. I. and P. D. WHITE. 1913. *A clinical study of the coagulation time of blood.* Am. J. med. Sci. 145: 495-503.

LEUENBERGER, E. and E. LORENZ. 1959. *Methodik im Klinischen Laboratorium.* Verlag Hallwag, Bern.

PULKKINEN, M. O. and K. WILLMAN. 1967. *Oral contraceptives and phosphorus metabolism.* Br. med. J. ii: 574

REES, H. M. and E. E. ECKER. 1923. *An improved method for counting bloodplatelets.* J.A.M.A. 80: 621-622.

SCHRIER, S. L. 1966. *Organization of enzymes in human erythrocyte membranes.* Am. J. Physiol. 210: 139-145.

SHULMAN, S. and J. D. FERRY. 1950. *The conversion of fibrinogen to fibrin II Influence of pH and ionic strength on clotting time and clot opacity.* J. Phys. Colloid Chem. 54: 66-79.

SIEGEL, S. 1956. *Nonparametric Statistics for the Behavioural Sciences.* McGraw-Hill, New York.

SIGG, P. E. and F. DUCKERT. 1963. *Ein neuer Test zur Bestimmung des fibrinstabilisierenden Faktors (FSF)*. Schweiz. med. Wschr. 93: 1455-1456.

TURPINI, R. and M. STEFANINI. 1959. *The nature and mechanism of the hemostatic breakdown in the course of experimental hemorrhagic shock*. J. clin. Inv. 38: 53-65.

VERAGUT, U. P. and L. L. SMITH. 1964. *Circulatory changes during prolonged respiratory acidosis in normal and hemorrhaged dogs*. Surg. Gynec. & Obstet. 119: 513-519.

VON KAULLA, K. N. 1962. *Quantitative methods for recording blood coagulation* in L. M. TOCANTINS, ed. *Progress in Hematology* 3: 218-225.

WILLIS, J. B. 1960. *The determination of metals in blood serum by atomic absorption spectroscopy II Magnesium*. Spectrochimica Acta 16: 273-278.

Tome 76, nº 45 — Décembre 1969

Ionenaustausch-chromatographische Untersuchungen der freien Aminosäuren und Derivate während der Embryogenese bei Amphibien

von

Franziska BRIEGEL-HANIMANN
Zoologisch-Vergl. Anatomisches Institut der Universität Zürich

Mit 6 Textabbildungen und 11 Tabellen

INHALTSVERZEICHNIS

A. Einleitung 866
B. Material und Methode 867
C. Ergebnisse 869
1. Entwicklungsdauer 869
2. Frischgewicht und Trockengewicht 870
3. Stickstoffgehalt 872
4. Gehalt an freien Ninhydrin-positiven Substanzen 873
5. Qualitative Beschreibung und Identifizierung der einzelnen Fraktionen bei *Rana temporaria* 875
6. Quantitative Veränderungen einzelner Fraktionen bei *Rana temporaria* . . 880
7. Hydrolysate der Extrakte von *Rana temporaria* 884
8. Aminosäuren und Derivate bei verschiedenen Amphibienarten 884
a) *Triturus alpestris* 884
b) *Triturus helveticus* 887
c) *Xenopus laevis* 887
d) *Bombina variegata* 891
D. Diskussion 892
E. Zusammenfassung 895
F. Literaturverzeichnis 898

A. EINLEITUNG

Die freien Aminosäuren spielen eine zentrale Rolle im Zellstoffwechsel, indem sie einerseits die Bausteine für die Synthese von Strukturproteinen und Enzymen darstellen (ALLEN *et al.*, 1960 *a*, *b*; LOFTFIELD, 1962) und andrerseits für den Purin- und Lipidstoffwechsel (BROWN, 1964; LEUTHARDT, 1961) oder zur Energiegewinnung gebraucht werden. In den Geweben eines erwachsenen Organismus befinden sich alle diese Stoffwechselvorgänge in einem Gleichgewicht, das sich im gewebespezifischen Muster der freien Aminosäuren und ihrer Derivate spiegelt. Dieses Muster bleibt auch bei stark variierenden Umwelteinflüssen weitgehend konstant (ROBERTS und SIMONSEN, 1962).

Während der Embryonalentwicklung werden Dotterproteine abgebaut und gewebespezifische Proteine aufgebaut. Der Proteinstoffwechsel des sich entwickelnden Keimes steht in engem Zusammenhang mit dem Differenzierungsprozess und weist phasenspezifische Veränderungen auf. Es ist deshalb verständlich, dass Muster und Gehalt von Aminosäuren je nach den Entwicklungsstadien verschieden sein können.

Den ersten Nachweis freier Aminosäuren bei Amphibien lieferten die Untersuchungen von HOLTFRETER *et al.* (1950) an *Rana pipiens*; diese Autoren fanden ein während der ganzen Embryogenese unverändertes Aminosäurenmuster. Im Gegensatz dazu stellten KUTSKY *et al.* (1953) bei derselben Art entwicklungsabhängige Veränderungen von freien und peptidgebundenen Aminosäuren fest. Als arttypisches Merkmal weist *R. pipiens* in frühen Stadien Methioninsulfoxyd auf im Unterschied zu *Hyla regilla* (KUTSKY *et al.*, 1953). An Urodelen wies CHEN (1956) einen Anstieg aller freien Aminosäuren von der Neurulation bis zum Schlüpfen nach. *Xenopus laevis*-Embryonen enthalten ebenfalls eine recht ansehnliche Zahl freier Aminosäuren (DEUCHAR, 1956); das Tripeptid Glutathion wurde in jeder Entwicklungsphase identifiziert. DEUCHAR (1961) konnte ferner zeigen, dass in der dorsalen Hälfte von *Xenopus*-Embryonen die Leucinkonzentration am Ende der Neurulation eine starke Abnahme aufweist, welche wahrscheinlich durch die Synthese der leucinreichen Muskelproteine verursacht wird. Durch die Veränderung des Aminosäurepools kann sogar die Differenzierungsrichtung eines Zelltypes umgelenkt werden. So konnte WILDE (1955 *a*, *b*; 1956) bei Urodelen ventrale Epidermiszellen in Gewebekultur durch Zugabe von Phenylalanin in Melanoblasten-ähnliche Zellen umwandeln, welche sonst typische Derivate der Neuralleiste sind. Neuerdings wurden Untersuchungen an *Bufo viridis*, *Bufo vulgaris* und ihren Hybriden unternommen (METAFORA, 1967). Die beiden Krötenarten zeigen qualitative und quantitative Artunterschiede, doch weisen beide ziemlich viel Cystein auf.

Als weiteren Beitrag zur morphogenetischen Bedeutung der Aminosäuren haben wir eine eingehende Analyse dieser Stoffe in Amphibienkeimen verschiedener Arten durchgeführt. Als Untersuchungsobjekt haben die Amphibien den grossen Vorteil gegenüber anderen Tierklassen, dass ihre Entwicklungs- und Differenzierungsschritte gut bekannt sind. Ausserdem stellt der Amphibienembryo bis zum Schlüpfen aus der Gallerthülle ein geschlossenes System dar, was für biochemische Analysen besonders günstig ist. Im Unterschied zu allen bisherigen Untersuchungen wurde in der vorliegenden Arbeit die Technik der Ionenaustausch-Chromatographie für die Auftrennung der freien Ninhydrin-positiven Komponenten verwendet. Die Untersuchungen wurden hauptsächlich an Keimen des Grasfrosches *Rana temporaria* durchgeführt. Zusätzlich wurden einige Embryonalstadien von *Triturus alpestris*, *T. helveticus*, *X. laevis* und *Bombina variegata* gebraucht, um mögliche artspezifische Unterschiede aufzudecken.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. P. S. CHEN, bin ich für die Anregung und Leitung dieser Arbeit zu grossem Dank verpflichtet.

B. MATERIAL UND METHODE

Die Eier von *Rana temporaria* (L.) wurden aus dem Physiologischen Institut der Universität Zürich bezogen; die Frösche wurden in alpinen Regionen des Kantons Uri auf 1300-1500 m ü. M. eingesammelt und im Laboratorium ohne Futter in fliessendem Wasser gehalten. Da das Ablaichen nicht beobachtet werden konnte, wurde in der Regel das 2-Zellenstadium als Ausgangspunkt für die Altersbestimmung gewählt. Die Einteilung der Entwicklungsstadien erfolgte anhand der Normentafel für *Rana pipiens* und *Rana sylvatica* nach der Zusammenstellung von LEHMANN (1945), welche auf Angaben von POLLISTER und MOORE (1937) und SHUMWAY (1940) beruht. Die Keime wurden bei 13 ± 1° C aufgezogen und täglich 1-2 mal kontrolliert, um die Entwicklungsdauer der einzelnen Stadien zu bestimmen. Im günstigsten Fall konnten für die Messungen zahlreicher Stadien Eier aus einem einzigen Laichballen gewonnen werden; solche homogenen Proben reichten jedoch nicht für alle Untersuchungen aus.

Sämtliche Eier von *Xenopus laevis* (Daud) stammten von einem einzigen Weibchen, das mit gonadotropem Hormon behandelt worden war [1]. Die Embryonen wurden 10 Stunden bei 22° C und anschliessend bei 18° C aufgezogen.

Die beiden Urodelenarten, *Triturus alpestris* (Laur.) und *Triturus helveticus* (Raz.) sowie *Bombina variegata* (L.) sammelte ich bei Mollis (Kanton Glarus, 450 m ü. M.). Den Weibchen wurde je eine Gonadotropindosis von 250 I. E. und

[1] Herrn Prof. Dr. R. WEBER sowie Herrn J. PERRIARD, Bern, danke ich für die Ueberlassung der *Xenopus*-Eier.

den Männchen eine solche von 50 I. E. in Holtfreterlösung intraperitoneal injiziert. Die Eiablage begann etwa 3 Tage später.

Die Enthüllung der Froscheier geschah nach einer chemischen Methode (SPIEGEL, 1951). Die äussere Gallerthülle lässt sich durch ½-l-stündige Behandlung mit einer 2%igen, durch Cystein aktivierten Papainlösung (Merck, Verdauungskraft 1:350) bei pH 6,6-6,8 entfernen; die innere Gallerthülle löst sich durch ½-stündige Behandlung mit einer 2,5%igen Lösung von Na-thioglykolat bei pH 8,1 auf. Stetiges Rühren oder Schütteln beschleunigt diesen Vorgang, da die angedaute Gallerte leicht reisst und die Embryonen somit herausfallen. Nach gründlichem Waschen mit Brunnenwasser wurde ein Teil der Embryonen direkt für die Bestimmung des Trockengewichtes, des Stickstoffgehaltes und der Gesamtmenge Ninhydrin-positiver Stoffe verwendet, der andere, grössere Teil lyophilisiert und anschliessend bei −27° C aufbewahrt. Bei den übrigen Amphibienarten wurde die Entfernung der Gallerthülle allein durch eine 10-minütige Behandlung mit Na-thioglykolat erreicht.

Das Trockengewicht wurde von einzelnen Embryonen bestimmt, nachdem sie während 12 Stunden bei 110° C in Näpfchen aus Aluminiumfolie getrocknet worden waren. Die Mittelwerte der untersuchten Entwicklungsstadien setzen sich aus Messungen an verschiedenen Laichballen zusammen.

Die Bestimmung des Stickstoffgehaltes einzelner Embryonen wurde nach der Ultramicro-Kjeldahl Technik von BOELL und SHEN (1954) durchgeführt. Vorangehend wurde bei diesen Embryonen das Frischgewicht bestimmt.

Für die Messung des Totalgehaltes an Ninhydrin-positiven Komponenten wurden einzelne Embryonen mit 200 µl 100% igem Methanol homogenisiert und anschliessend mit 100 µl eines Methanol-Wasser-Gemisches (1:1) extrahiert. Diese Proben wurden eindimensional papierchromatographisch in 70% igem n-Propanol aufgetrennt. Nach Entwicklung mit Ninhydrin wurde die Extinktion des Cu-Komplexes in einem Spektrophotometer (Beckman DU) bei 510 nm abgelesen (CHEN und DIEM, 1961).

Die für die Fraktionierung der Aminosäuren und Derivate verwendeten Proben wurden aus lyophilisiertem Material nach den Angaben von MITCHELL und SIMMONS (1962) sowie CHEN und HANIMANN (1965) hergestellt. Schon BARTH und BARTH (1951) stellten bei *Rana pipiens* fest, dass die Extrakte aus Embryonen viel Dotter und in spätern Stadien ein weisses fibröses Material enthalten, welches bei geringen Tourenzahlen sehr schwer sedimentiert. Die *R. temporaria*-Embryonen haben dieselben Eigenschaften. Deshalb wurde der Extrakt mit Chloroform im Verhältnis 1:1 10 Minuten lang intensiv geschüttelt und dann 1-2 Stunden bei ca. 5500 × g zentrifugiert. Die überstehende Lösung wurde in einem Vakuum-Rotationsverdampfer bei 30° C eingedampft und dann in H_2O bidest. aufgenommen. Falls die Lösung immer noch eine Trübung zeigte, wurde die Chloroformbehandlung wiederholt. Vor der Analyse wurden die einzelnen Proben mit

Na-citrat-Puffer (pH 2,2) im Verhältnis 1:1 verdünnt. Die benötigte Substanzmenge betrug zuerst 0,5-1,5 gr Trockengewicht/Analyse und später, nachdem die Messempfindlichkeit des Apparates auf das 3-fache erhöht worden war, 0,3-0,6 gr Trockengewicht, was 300-1000 Eiern resp. 200-400 Eiern entspricht.

Eine gute Auftrennung der verschiedenen Ninhydrin-positiven Komponenten wurde mit dem ionenaustausch-chromatographischen Verfahren nach SPACKMAN, STEIN und MOORE (1958) erzielt. Dazu stand ein automatischer Aminosäuren-Analysator (Beckman 120 B) zur Verfügung. Der Vergleich mit Standardchromatogrammen ermöglichte die Identifikation der Aminosäuren im Extrakt. Saure Hydrolyse des Extraktes mit 6N HCl (15 Stunden, 120° C) vor der chromatographischen Analyse gab Aufschluss über die Verteilung von Peptiden und anderen hydrolysierbaren Stoffen.

Für die quantitative Auswertung wurden Bezugskonstanten aus Eichchromatogrammen bekannter Aminosäuren und Derivate ermittelt. Für Glycerophosphoäthanolamin, Peptide und andere, unbekannte Komponenten diente der Mittelwert aus allen Konstanten.

Zur Identifizierung unbekannter Fraktionen wurde das Eluat nach dem Verlassen der Säule über das Stream-Divider-System geleitet und in einem automatischen Fraktionskollektor gesammelt (CHEN und HANIMANN, 1965). Die zur weiteren Untersuchung bestimmten Fraktionen wurden dann an einer Dowex-2 Säule (0,9 × 10 cm) entsalzt (DRÈZE, MOORE und BIGWOOD, 1954). Anschliessend wurden die so gereinigten Proben und deren Hydrolysate mit Hilfe von ein- und zweidimensionaler Papierchromatographie und Hochspannungselektrophorese (CHEN *et al.*, 1968) analysiert. Eine weitere Information ergab sich mit der für Peptide spezifischen Nachweismethode von RYDON und SMITH (1952) und PAN und DUTCHER (1956).

Alle Aminosäuren und Derivate in den Abbildungen und Tabellen sind mit ihren ersten drei Buchstaben abgekürzt angegeben mit Ausnahme der folgenden: α-AAA = α-Aminoadipinsäure; α- und γ-ABA = α- und γ-Aminobuttersäure; β-AIBA = β-Aminoisobuttersäure; CYST = Cystathionin; EA = Aethanolamin; GPEA = Glycerophosphoäthanolamin; GSH = reduziertes Glutathion; GSSG = oxydiertes Glutathion; LA = Lävulinsäure; PEA = Phosphoäthanolamin.

C. ERGEBNISSE

1. ENTWICKLUNGSDAUER

Da über die Entwicklungsdauer von *Rana temporaria* bei 13° C keine Literaturangaben bestehen, musste diese zuerst bestimmt werden. Für die verschiedenen Entwicklungsphasen wurde die Stadieneinteilung an *R. pipiens* und *R. sylvatica*

nach der Zusammenstellung von LEHMANN (1945) verwendet. Die Entwicklung und das Alter der einzelnen Stadien sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Vom 2-Zellenstadium bis zum Schlüpfen aus der Gallerthülle dauert die Entwicklung von *R. temporaria* bei 13 ± 1° C rund 178 Stunden. Jedoch bei 18,5° C braucht *R. pipiens* bis zum Schlüpfen 114 Stunden (MOORE, 1946).

TABELLE 1

Entwicklungsdauer der einzelnen Stadien von Rana temporaria *bei 13±1°* C

Stadium Nr.*	Entwicklung	Alter in Stunden
2	2 Zellen	0
3	4 Zellen	2
4	8 Zellen	3
5	12-16 Zellen	10
6	Morula	16
7	Blastula, grobzellig	21
8	Blastula, feinzellig	29
9	Gastrulationsbeginn	38
10	Gastrula, Urmund hufeisenförmig	46
11	Dotterpfropf	56
12	Rückenrinne	71
13	Neuralplatte mit Neuralwülsten	74
14	Verschluss der Neuralwülste	93
15	Neuralwülste geschlossen	96
16	Beginn der Schwanzknospenentwicklung	111
17	Schwanzknospenentwicklung	121
18	Auftreten von Muskelkontraktionen	136
19	Schwanzlänge 1/3 Rumpflänge	159
20	Schlüpfen, Schwanzlänge 1/2 Rumpflänge	178

*Stadieneinteilung nach der Zusammenstellung von LEHMANN (1945).

2. FRISCHGEWICHT UND TROCKENGEWICHT

Zu Beginn der Entwicklung beträgt das mittlere Frischgewicht bei *R. temporaria* 4,5 mg/Embryo (Tab. 2). Dieser Wert bleibt bis nach der Neurulation mehr oder weniger konstant; nach der Schwanzknospenbildung liegen die Werte etwas tiefer. Diese Abnahme ist verständlich, weil zusätzlich zur Wirkung des Nathioglykolates bereits die Schlüpfenzyme des Keimes von innen her auf die Gallerthülle einwirken. Daher ist der Verlust der Befruchtungsmembran und damit auch der Perivitellinflüssigkeit in diesen späten Stadien kaum zu verhindern.

Das Trockengewicht liegt während der ganzen Embryonalentwicklung zwischen 1,54-1,78 mg/Embryo (Tab. 2); im grossen ganzen bleibt es konstant; nur im Laufe der Gastrulation und Neurulation erreicht es vorübergehend höhere

TABELLE 2

Frisch-und Trockengewicht während der Embryonalentwicklung von Rana temporaria

Stadium	Entwicklung	Frischgewicht (FG)		Trockengewicht (TG)		Wassergehalt $\frac{TG}{FG} \times 100$
		n	mg/Embryo	n	mg/Embryo	
1	ungefurchtes Ei	8	4,46±0,25			
6	Morula	10	4,52±0,15	5	1,54±0,05	66
8	Blastula	5	4,79±0,90	15	1,54±0,04	68
10	Gastrula	10	4,14±0,19	15	1,78±0,05	57
11	Dotterpfropf	9	4,80±0,29			
12	Rückenrinne			17	1,76±0,03	
13	Neurula	5	4,74±0,36	40	1,77±0,03	63
15	Neuralwülste			20	1,58±0,02	
16	Schwanzknospe	6	3,65±0,18	25	1,58±0,07	57
18	Muskelkontraktion. . .	14	3,54±0,47			
20	Schlüpfen			9	1,68±0,06	
21	Larven			10	1,60±0,04	

Werte: 1,76-1,78 mg/Embryo. Bei *Ambystoma punctatum*-Embryonen gibt es Hinweise für eine Ca-Aufnahme aus dem umgebenden Medium während der Gastrulation (STABLEFORD, 1967); da diese Zunahme nur 0,0012 mg/Embryo beträgt, kann die Erhöhung des Trockengewichtes nicht damit erklärt werden.

Das Verhältnis Frischgewicht zu Trockengewicht ergibt bei *R. temporaria* einen Wassergehalt von rund 64%. Bei vielen adulten Amphibien wurde ein Wassergehalt von ca. 80% beschrieben (DEYRUP, 1964). Zu diesem "Adultgehalt" passen die Angaben von 78% bei *T. alpestris*-Embryonen (CHEN, 1956). Für die Eier von *Bufo vulgaris* gibt URBANI (1962) einen Wassergehalt von 60% an, welcher mit demjenigen von *R. temporaria* übereinstimmt. Die Angaben über den Wassergehalt variieren stark, da Frischgewichtsbestimmungen an Amphibien-Embryonen aus methodischen Gründen schwierig sind.

Die Trockengewichte der anderen von uns untersuchten Amphibienarten sind in Tabelle 3 zusammengefasst. Die gegenüber CHEN (1956) erhöhten Trockengewichte von *T. alpestris*-Keimen sind möglicherweise auf einen unterschiedlichen Ernährungszustand der Weibchen zurückzuführen, da sie aus verschiedenen Biotopen stammen. Vergleichsweise sei hier die Trockengewichtsbestimmung bei *B. vulgaris* (URBANI, 1962) erwähnt, welche zu Beginn der Embryogenese 1,82 mg/Keim und vor dem Schlüpfen 1,40 mg/Keim ergibt. Das Trockengewicht nimmt demnach während der Embryogenese von *B. vulgaris* um 23% ab, was bei *R. temporaria* nicht der Fall ist (Tab. 2).

TABELLE 3

Trockengewicht während der Embryonalentwicklung verschiedener Amphibienarten

Species	Stadium	Trockengewicht	
		n	mg/Embryo
Triturus helveticus	Gastrula	10	0,75±0,08
Triturus alpestris	Gastrula	10	1,40±0,03
	Schwanzknospe	10	1,62±0,09
Xenopus laevis	Gastrula-Neurula	10	0,89±0,05
	Larven	10	0,66±0,03
Bombina variegata	Dotterpfropf	10	0,92±0,05

3. STICKSTOFFGEHALT

Die Mittelwerte des Totalstickstoff-Gehaltes (N) während der Embryogenese bei *R. temporaria* sind in Tabelle 4 angegeben. Zu Beginn der Entwicklung beträgt der N-Gehalt 157 µg/Keim, was gut übereinstimmt mit den Angaben von GREGG und BALLENTINE (1946): für *R. pipiens* 162 µg/Keim. Im Laufe der weiteren Entwicklung bleibt der Mittelwert mehr oder weniger konstant, mit Ausnahme des Dotterpfropfstadiums und der jungen Larven zu Beginn der Muskelkontraktion, in welchen er etwa 10% tiefer liegt als im ungefurchten Ei. Diese Unterschiede sind jedoch nicht gesichert ($p > 0{,}10$). Auch GREGG und BALLENTINE (1946) erhiel-

TABELLE 4

Totalstickstoffgehalt während der Embryonalentwicklung von Rana temporaria

Stadium	Entwicklung	Stickstoffgehalt		
		n	µg/Keim	$\frac{N}{FG} \times 100$
1	ungefurchtes Ei	8	157± 5	3,5
6	Morula	10	151± 7	3,3
8	Blastula	5	146± 3	3,0
10	Gastrula	10	156± 8	3,8
11	Dotterpfropf	9	139± 5	2,9
13	Neurula	5	159± 6	3,3
16	Schwanzknospe	6	154± 7	4,2
18	Muskelkontraktion . .	14	140±14	4,0

ten bei *R. pipiens* einen relativ konstanten N-Gehalt mit einer leichten Abnahme zu Beginn der Schwanzknospenentwicklung, welche nach Ansicht dieser Autoren auf dem Verlust der Befruchtungsmembran und Perivitellinflüssigkeit beruht. Der relative Gehalt an Stickstoff variiert bei *R. temporaria* zwischen 2,9 und 4,2% des Frischgewichtes (Tab. 4).

4. Gehalt an freien Ninhydrin-positiven Substanzen

Für die Bestimmung des Gesamtgehaltes freier Ninhydrin-positiver Stoffe verwendeten wir zwei verschiedene Verfahren. Im ersten Fall wurde der Methanol-Wasser-Extrakt einzelner Keime direkt papierchromatographiert und die bei 510 nm gemessene Totalextinktion pro Embryo bestimmt. Im zweiten Falle folgte der Methanol-Wasser-Extraktion die Chloroformbehandlung (Chen und Hanimann, 1965); für diesen Extrakt konnte nach Ionenaustausch-Chromatographie durch Summation der einzelnen Fraktionen ein Gesamtwert in μM berechnet werden.

Für *R. temporaria* sind die Ergebnisse dieser beiden Verfahren in Abbildungen 1 und 2 dargestellt. Uebereinstimmend ist die Abnahme der freien

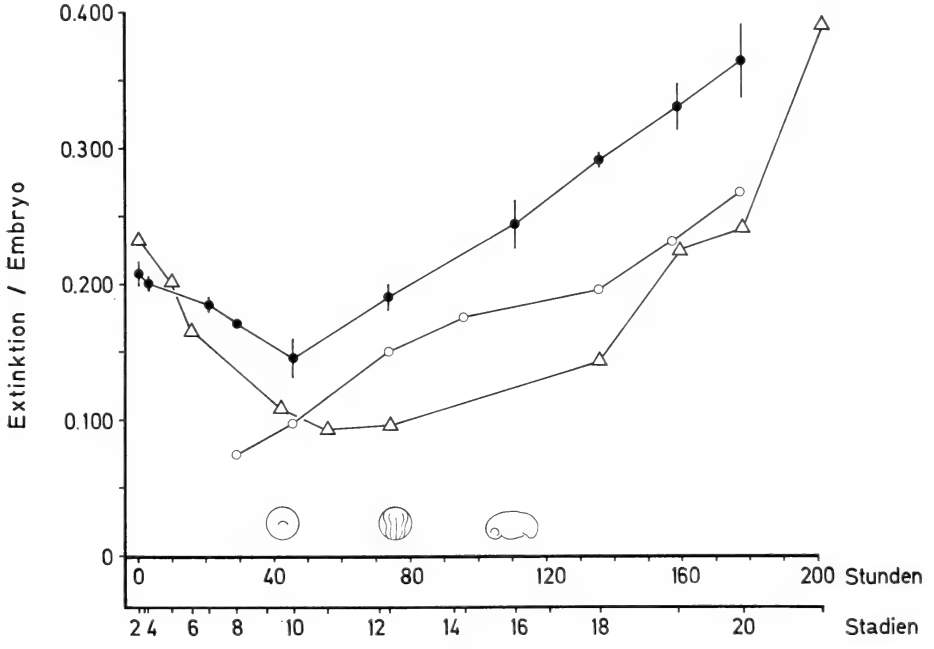


Abb. 1.

Veränderungen des Totalgehaltes an Ninhydrin-positiven Substanzen während der Embryonalentwicklung von *Rana temporaria* (Papierchromatographie). Abszisse: Alter in Stunden bei 13° C und Entwicklungsstadien (vergl. Tab. 1). Ordinate: Extinktion/Embryo bei 510 nm; ● = Mittelwerte von je 5 Eiern aus Weibchen Nr. 1; ○ = Mittelwerte von je 3 Eiern aus Weibchen Nr. 2; △ = Mittelwerte von Eiern aus verschiedenen Weibchen.

Ninhydrin-positiven Stoffe während der Furchung bis zum Erreichen des Blastula- oder Gastrulastadiums und die anschliessende Zunahme, die bis nach dem Schlüpfen aus der Gallerthülle andauert. Keime desselben Weibchens zeigen eine mehr oder weniger lineare Zunahme (Abb. 1). Hingegen ergaben die Messungen von Keimen verschiedener Weibchen eine viel grössere Streuung, indem die Werte von Eiern einzelner Laichballen bis 50% auseinanderliegen können. Der abweichende

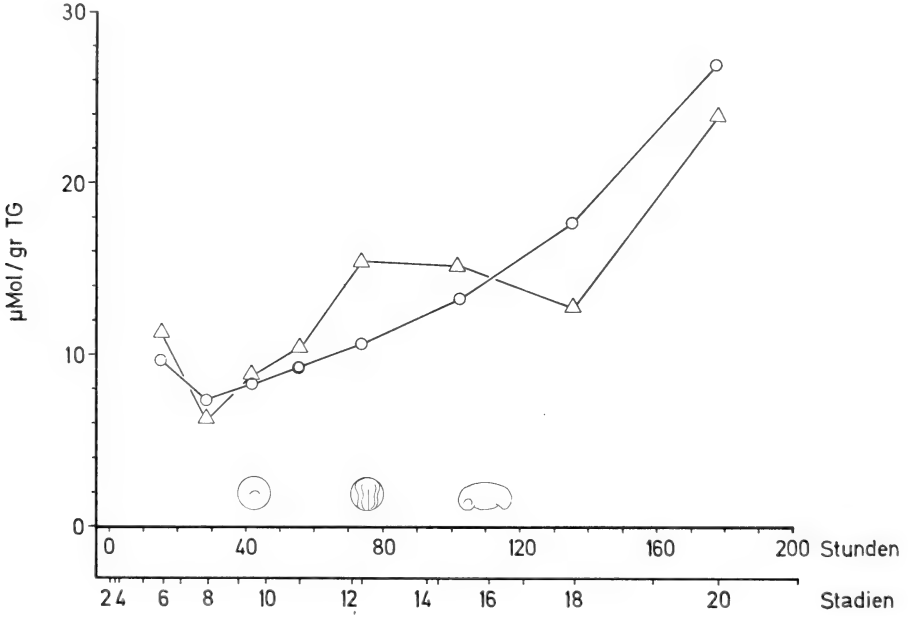


ABB. 2.

Veränderungen des Totalgehaltes an Ninhydrin-positiven Substanzen während der Embryonalentwicklung von *Rana temporaria* (Ionenaustausch-Chromatographie). Abszisse: Alter in Stunden bei 13° C und Entwicklungsstadien (vergl. Tab. 1). Ordinate: µM/gr Trockengewicht (TG); △ = Mittelwerte von Eimaterial aus beliebigen Laichballen; ○ = Mittelwerte von Eimaterial aus mehreren numerierten, in jedem Stadium gleichmässig vertretenen Laichballen.

Kurvenverlauf erklärt sich auf Grund der Variabilität des heterogenen Materiales. Somit haben wir die Feststellung von BARTH und BARTH (1954) bestätigt, dass sich Eier verschiedener Weibchen pro Stadium stärker unterscheiden als Eier des gleichen Geleges in verschiedenen Entwicklungsphasen.

Die Totalmengen der Ninhydrin-positiven Komponenten in Extinktionseinheiten pro Keim oder pro mg Trockengewicht für *T. alpestris*, *T. helveticus*, *X. laevis* und *B. variegata* sind in Tabelle 5 zusammengestellt. Ausserdem sind in Tabellen 7 und 10 die Totalwerte in µM pro gr Trockengewicht angegeben. Bei *T. alpestris* und *X. laevis* zeigen die späteren Entwicklungsstadien einen höheren Gehalt freier Aminosäuren, analog zu *R. temporaria*. Ferner fällt auf, dass der

Aminosäurengehalt des gleichen Entwicklungsstadiums zwischen verschiedenen Arten stark variiert (Tab. 5). Besonders hohe Werte zeigt das Dotterpfropfstadium von *B. variegata* im Vergleich mit dem entsprechenden Stadium der übrigen Arten (Tab. 5 und 11).

TABELLE 5

Totalextinktion Ninhydrin-positiver Substanzen in Embryonen und Larven verschiedener Amphibienarten.

Species	Stadium	Totalgehalt		
		n	Ext./Keim	Ext./mgTG
Triturus helveticus	Gastrula	10	0,088±0,007	0,118
Triturus alpestris	Gastrula	10	0,110±0,007	0,078
	Schwanzknospe	10	0,195±0,012	0,120
Xenopus laevis	Gastrula-Neurula	10	0,084±0,004	0,094
	Schwanzknospe	10	0,115±0,005	—
	Larven	10	0,186±0,012	0,264
Bombina variegata	Dotterpfropf	10	0,169±0,005	0,184
Rana temporaria	Gastrula	8	0,141±0,014	0,079
	Larven	8	0,366±0,034	0,217

5. QUALITATIVE BESCHREIBUNG UND IDENTIFIZIERUNG EINZELNER FRAKTIONEN BEI *Rana temporaria*

Abbildung 3 zeigt die Elutionsfolge freier Ninhydrin-positiver Substanzen während der Neurulation von *R. temporaria* aus einer Ionenaustauschersäule. Unter den vorliegenden Bedingungen konnten mindestens 35 Aminosäuren und Derivate aufgetrennt werden. Ausser Arginin und Cystin wurden alle am Proteinaufbau beteiligten Aminosäuren nachgewiesen. Cystin geht wahrscheinlich durch die Extraktion verloren, da es in Methanol und Wasser schwer löslich ist (Seite 868). Arginin war nur am Ende der Gastrulation, zu Beginn der Neurulation und vor dem Schlüpfen nachweisbar, doch lag es auch in diesen Stadien an der unteren Grenze der Messbarkeit (Tab. 6). Mit der Ionenaustauschmethode ist es nicht möglich, Serin, Glutamin und Asparagin voneinander zu trennen. Da nach unserer Erfahrung Asparagin höchstens spurenweise vorhanden ist, konnte das Mengenverhältnis von Serin und Glutamin papierchromatographisch ermittelt werden.

Regelmässig traten auch α- und γ-Aminobuttersäure und Ornithin auf. β-Alanin war nur in der Neurula und vor dem Schlüpfen, und β-Aminoisobuttersäure nur im Stadium 18 nachweisbar.

In Abbildung 3 ist ferner das Muster der Aminosäuren nach saurer Hydrolyse dargestellt. Zahlreiche Fraktionen, die nach ihrer chromatographischen Lage keiner der bekannten Aminosäuren entsprechen, sind ganz oder teilweise ver-

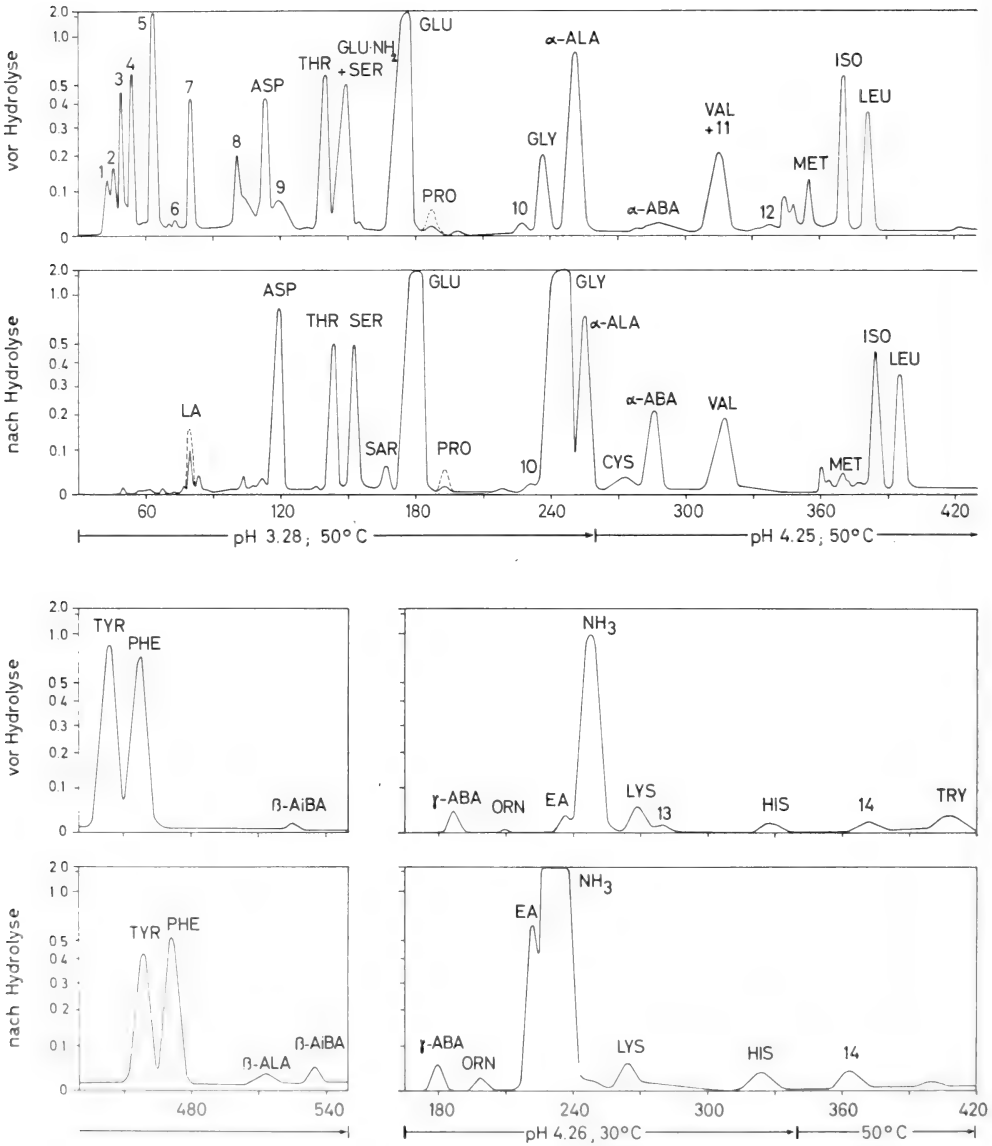


Abb. 3.

Ninhydrin-positive Substanzen während der Neurulation von *Rana temporaria* vor und nach saurer Hydrolyse, aufgetrennt mit Ionenaustausch-Chromatographie. Abszisse: Volumen des Eluates in ml; Ordinate: Absorption bei 570 nm (——) resp. 440 nm (– – –). Abkürzungen siehe Seite 869 und 878ff.

TABELLE 6

Veränderungen im Gehalt an Aminosäuren während der Embryonalentwicklung von Rana temporaria *(µM/gr TG)*

	Morula St. 6 n=4		Blastula St. 8 n=3		Gastrula St. 9-10 n=4		Dotterpf. St. 11 n=4		Neurula St. 13 n=3		Schwanzkn. St. 15-16 n=5		Muskelkontr. St. 18 n=4		Schlüpfen St. 20 n=2	
	µM	%*	µM	%	µM	%	µM	%	µM	%	µM	%	µM	%	µM	%
α-ALA	0,84	7,4	0,85	13,4	1,20	14,2	0,82	7,9	1,21	7,9	2,04	13,5	2,01	15,8	1,96	8,3
β-ALA	—	—	—	—	—	—	—	—	0,02	0,1	—	—	—	—	0,07	0,3
α-ABA	0,03	0,3	0,01	0,2	0,02	0,3	—	—	0,07	0,4	0,06	0,4	0,06	0,5	0,16	0,7
γ-ABA	0,74	6,5	0,29	4,6	0,28	3,3	0,13	1,2	0,15	1,0	0,14	0,9	0,16	1,3	0,24	1,0
β-AIBA	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,11	0,9	—	—
ARG	—	—	—	—	—	—	0,03	0,3	0,01	0,1	—	—	—	—	0,07	0,3
ASP	0,44	3,9	0,16	2,5	0,15	1,8	0,16	1,5	0,31	2,0	0,29	1,9	0,27	2,1	0,88	3,7
CYS	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
EA	0,27	2,4	0,18	2,8	0,11	1,3	0,21	2,0	0,29	1,9	0,33	2,2	0,44	3,5	0,98	4,1
GLU.NH_2** (SER)	0,64	5,7	0,23	3,6	0,48	5,7	0,68	6,6	1,63	10,6	0,93	6,1	0,79	6,2	1,73	7,3
GLU	3,20	28,4	1,68	26,5	2,13	25,2	2,64	25,5	3,07	20,0	2,89	19,1	2,74	21,4	4,27	18,0
GLY	0,16	1,4	0,09	1,4	0,20	2,4	0,27	2,6	0,48	3,1	0,37	2,4	0,31	2,4	0,68	2,9
HIS	0,09	0,8	0,02	0,3	0,04	0,5	0,08	0,8	0,10	0,6	0,10	0,7	0,07	0,5	0,14	0,6
ISO	0,19	1,7	0,08	1,3	0,16	1,9	0,25	2,4	0,44	2,9	0,53	3,5	0,53	4,2	1,03	4,3
LEU	0,31	2,7	0,12	1,9	0,25	2,9	0,38	3,7	0,58	3,8	0,55	3,6	0,37	2,9	0,78	3,3
LYS	0,05	0,4	0,01	0,2	0,06	0,7	0,10	1,0	0,24	1,6	0,18	1,2	0,06	0,5	0,18	0,8
MET	0,04	0,4	0,01	0,2	0,02	0,2	0,06	0,6	0,14	0,9	0,14	0,9	0,11	0,9	0,19	0,8
ORN	0,04	0,3	0,01	0,2	0,03	0,3	0,06	0,6	0,07	0,4	0,09	0,6	0,04	0,3	0,10	0,4
PHE	0,40	3,5	0,44	6,9	0,37	4,4	0,55	5,3	0,87	5,7	1,00	6,6	0,72	5,9	1,84	7,8
PRO	0,39	3,5	0,16	2,5	0,27	3,2	0,19	1,8	0,35	2,3	0,33	2,2	0,16	1,3	0,40	1,7
THR	0,32	2,8	0,14	2,2	0,17	2,0	0,25	2,4	0,53	3,5	0,56	3,7	0,40	3,1	0,67	2,8
TRY	0,08	0,7	0,11	1,7	0,08	0,9	0,17	1,6	0,12	0,8	0,24	1,6	0,33	2,6	0,48	2,0
TYR	0,57	5,0	0,55	8,7	0,50	5,9	0,70	6,8	0,98	6,4	1,16	7,6	0,78	6,1	2,14	9,0
VAL	0,26	2,3	0,11	1,7	0,22	2,6	0,32	3,1	0,92	6,0	0,64	4,2	0,54	4,3	0,99	4,2
Total I	9,06		5,25		6,74		8,05		12,58		12,57		11,00		19,98	

*Für die Berechnung der Prozentwerte wurde Total I + II (Tab. 7) verwendet.
**Im Wert für Glutamin sind die Werte für Serin und ev. Asparagin inbegriffen.

schwunden, besonders diejenigen, welche vor der Asparaginsäure eluiert werden. Dagegen wurden andere Fraktionen erst durch die Hydrolyse freigesetzt; so erscheint in jedem Hydrolysat eine kleine Fraktion, welche auf Grund folgender Beobachtung als Sarcosin bezeichnet werden kann. Eine Standardprobe von Sarcosin hat dasselbe Elutionsvolumen von 160-170 ml. Allerdings hat auch Homoserin dieses Elutionsvolumen. Diese beiden Aminosäuren lassen sich jedoch dank ihrer bei 440 und 570 nm unterschiedlichen Absorption erkennen: für reines Sarcosin fanden wir ein Absorptionsverhältnis A_{440}/A_{570} von 0,206 und für Homoserin wurde ein solches von 0,246 beschrieben (ZACHARIUS und TALLEY, 1962). Tatsächlich weist die Fraktion von 170 ml ein Absorptionsverhältnis von 0,200 auf.

Ferner fanden wir nach saurer Hydrolyse Lävulinsäure. Diese N-freie Verbindung ist durch ihr Elutionsvolumen bei 73 ml und durch ein Absorptionsverhältnis A_{440}/A_{570} von 1,8 eindeutig charakterisiert, worauf auch ZACHARIUS und TALLEY (1962) hinwiesen. Die Lävulinsäure stellt wahrscheinlich ein Hydrolyseprodukt von Zucker dar (LEVENBOOK und DINAMARCA, 1966).

Im Hydrolysat konnten in einigen Fällen kleine Mengen von Cystin nachgewiesen werden. Auch traten zwischen der Asparaginsäure und Threonin oft eine bis zwei neue, unbekannte Fraktionen auf (Elutionsvolumen 120 ml resp. 135 ml). Diese könnten den von LEVENBOOK und DINAMARCA (1966) bei *Phormia regina* beobachteten Fraktionen 8a und 9a entsprechen.

Ausser den oben erwähnten Substanzen haben wir versucht, weitere unbekannte Fraktionen chromatographisch zu identifizieren. Unsere Identifikationen stützen sich ausserdem auf Angaben von Dowex-50-Chromatogrammen, die über 150 Ninhydrin-positive Verbindungen aufweisen (HAMILTON, 1963; ZACHARIUS und TALLEY, 1962). Diese Versuche wurden ausschliesslich an Gastrula- und Neurulaextrakten von *R. temporaria* durchgeführt.

Fraktion 1. Diese wird als erste Fraktion nach 46 ml aus der Säule eluiert, unmittelbar vor oder zusammen mit Phosphoserin. Nach Isolierung wurde mittels Papierchromatographie nur ein Fleck festgestellt mit einem Rf-Wert von 0,229 in 70% n-Propanol oder 0,211 in wassergesättigtem Phenol. Propanol-Chromatogramme des Hydrolysates zeigen 2 Flecken, welche der Lage von Glutaminsäure und Serin/Glycin entsprechen, Phenol-Chromatogramme jedoch 3 Flecken auf der Höhe von Cysteinsäure, Glutaminsäure und Glycin. Der Peptidnachweis auf dem Propanol-Chromatogramm verlief negativ; wahrscheinlich war die Konzentration der Fraktion zu gering. Die Identifizierung von Fraktion 1 ist vorderhand nicht eindeutig; möglicherweise besteht sie aus 2 Komponenten, wovon eine Cysteinsäure oder Homocysteinsäure sein könnte.

Fraktion 2. Sie erscheint oft nach Fraktion 1 (Abb. 3) und hat ein Elutionsvolumen von 45 ml, dasselbe wie beigegebenes Phosphoserin. Je nach den Konzentrationsverhältnissen fallen jedoch Fraktion 1 und 2 zusammen. Die Fraktion 2 besteht nach papierchromatographischer Prüfung aus 2 Komponenten,

wovon die stärker konzentrierte in Propanol einen Rf-Wert von 0,116 und die schwächer konzentrierte von 0,191 aufweist. Bei Hochspannungselektrophorese stimmt eine Komponente mit Phosphoserin überein. Durch Hydrolyse zerfällt Fraktion 2 vor allem in Glutaminsäure, Glycin und Serin. Auf Grund dieser Befunde darf angenommen werden, dass die vorliegende Fraktion hauptsächlich aus Phosphoserin und wahrscheinlich noch aus einem Peptid besteht.

Fraktion 3-4. Die beiden in Abbildung 3 gut getrennt dargestellten Fraktionen 3 und 4 konnten nicht einzeln isoliert werden, was eine Folge der benötigten, grossen Probemenge bei der präparativen Analyse ist. In der isolierten Fraktion 3-4 liessen sich nachträglich zwei Komponenten nachweisen. Die Elution der Fraktion 3-4 erfolgt zu gleicher Zeit wie Glycerophosphoäthanolamin. Das chromatographische Verhalten von Glycerophosphoäthanolamin wurde von mehreren Autoren beschrieben (ZACHARIUS und TALLEY, 1962; CHEN und HANIMANN, 1965; LEVENBOOK und DINAMARCA, 1966). Eine Komponente von Fraktion 3-4 stimmt mit diesen Angaben in folgenden Eigenschaften überein: Rf-Wert in Propanol 0,224, in Phenol 0,643; auf dem Elektropherogramm (pH 1,9) wandert sie nur wenig in Richtung zur Kathode (CHEN *et al.*, 1968). Auf Chlorierung und Stärke-Jodid-Behandlung (RYDON und SMITH, 1952) reagiert diese Fraktion positiv, und nach saurer Hydrolyse tritt Aethanolamin auf. Damit dürfte der Nachweis von Glycerophosphoäthanolamin erbracht sein.

Die andere Komponente der Fraktion 3-4 weist in Propanol einen Rf-Wert von 0,095 und in Phenol einen solchen von 0,248 auf. Durch saure Hydrolyse entstehen Glutaminsäure und Cysteinsäure. Die Komponente reagiert im Peptidtest positiv. Nach den Angaben von ZACHARIUS und TALLEY (1962) wird in der Ionenaustauschersäule gleichzeitig mit Glycerophosphoäthanolamin das Dipeptid γ-L-Glutamyl-S-methyl-L-Cysteinsulfoxyd eluiert. Dass es sich bei dieser zweiten Komponente um eine ähnliche Verbindung handelt, ist denkbar.

Fraktion 5. Diese besteht ausschliesslich aus Phosphoäthanolamin, da sie in ihrem chromatographischen Verhalten vollkommene Uebereinstimmung mit einer Standardlösung von Phosphoäthanolamin zeigt und durch Hydrolyse nur Aethanolamin freigesetzt wird. Phosphoäthanolamin reagiert im Hypochlorit-Stärke-Jodid-Test ebenfalls positiv.

Fraktion 6. Die Konzentration der vorliegenden Fraktion ist sehr gering (Abb. 3). Nach unseren Befunden an Insektenmaterial handelt es sich um Taurin (CHEN *et al.*, 1966). Eine Ueberlagerung mit anderen Stoffen ist möglich, da nur ein Teil der Fraktion 6 hydrolysebeständig ist.

Fraktion 7. Unmittelbar nach Taurin erscheint diese ziemlich konzentrierte Fraktion mit einem Elutionsvolumen von 78 ml. Auf dem Papierchromatogramm bildet sie einen Fleck mit Rf-Werten von 0,191 in Propanol und 0,348 in Phenol. Aus der Hochspannungselektrophorese (pH 1,9) ergibt sich, dass der Fleck deutlich langsamer wandert als Glutathion und Tyrosin. Im Peptidtest reagiert

die Fraktion positiv und zerfällt bei der Hydrolyse in Asparaginsäure, Glutaminsäure, Serin, Glycin und Alanin. Demnach handelt es sich hier eindeutig um ein Peptid.

Fraktion 8. Diese Fraktion zeichnet sich durch eine grosse Variabilität in bezug auf ihr Elutionsvolumen aus, welches zwischen demjenigen von Fraktion 7 und Asparaginsäure schwankt. Die Identifizierung als Glutathion mit den üblichen Methoden ist eindeutig. Auf dem Propanolchromatogramm bleibt sie nahe beim Startpunkt liegen und bildet einen typischen, rötlichen "Hof"; auf dem Elektropherogramm findet man sie am gleichen Ort wie reduziertes Glutathion. Die Hydrolyse liefert Cysteinsäure/Cystin, Glutaminsäure und Glycin.

Gluthathion kommt in allen Entwicklungsstadien vor und zwar in reduzierter und oxydierter Form; da deren Gehalt von Probe zu Probe stark schwankt, konnte ihre Verteilung nicht bestimmt werden.

Fraktion 10. Während der ganzen Embryogenese tritt bei einer Säulentemperatur von 50° C eine sehr schwach konzentrierte Fraktion unmittelbar vor Glycin auf, bei 30° C jedoch zusammen mit α-Aminobuttersäure. In der Hydrolyse ist sie beständig. Auf Grund dieses Verhaltens wird die Fraktion mit α-Aminoadipinsäure benannt.

Fraktion 11. Zufällig entdeckten wir, dass die isolierte Valinfraktion auf dem zweidimensionalen Papierchromatogramm nebst Valin einen Flecken im Bereiche von Glutaminsäure ergab. Bei Ionenaustausch-Chromatographie wird sie aber völlig von Valin überlagert. Dieser zweite, unbekannte Stoff zeigt unmittelbar nach der Entwicklung mit Ninhydrin eine bräunliche, nach einer Stunde aber eine violette Farbe und reagiert im Peptidtest positiv. Das Hydrolysat enthält Serin, Asparaginsäure, Glutaminsäure und Glycin im Verhältnis 7:1:1:1. Diese Fraktion ist offenbar ein stark Serin-haltiges Peptid und kommt in der Gastrula und insbesondere in der Neurula in deutlich nachweisbarer Menge vor.

Fraktion 14. Ein weiterer Ninhydrin-positiver Stoff wurde im Bereich der basischen Aminosäuren festgestellt (Abb. 3). Sein Elutionsvolumen liegt zwischen Histidin und Tryptophan (370-380 ml) und ist identisch mit demjenigen von 3-Methyl-histidin (ZACHARIUS und TALLEY, 1962), was durch Zugabe einer Standardlösung bestätigt wurde. Ausserdem ist dieser Stoff hydrolysebeständig.

Die Identifizierung der übrigen unbekannten Fraktionen wurde nicht durchgeführt, da ihre Konzentration äusserst gering ist.

6. QUANTITATIVE VERÄNDERUNGEN EINZELNER FRAKTIONEN BEI *Rana temporaria*

Tabelle 6 umfasst die quantitativen Veränderungen aller freien Aminosäuren im Laufe der Embryonalentwicklung. Einige typische Beispiele sind in Abbildung 4 graphisch dargestellt.

Konzentrationsmässig steht die Glutaminsäure während der ganzen Embryogenese an erster Stelle. Sie macht 20-30% aller Ninhydrin-positiven Stoffe aus: ihr prozentualer Anteil nimmt ständig ab (Tab. 6). Der Gehalt pro Trocken-

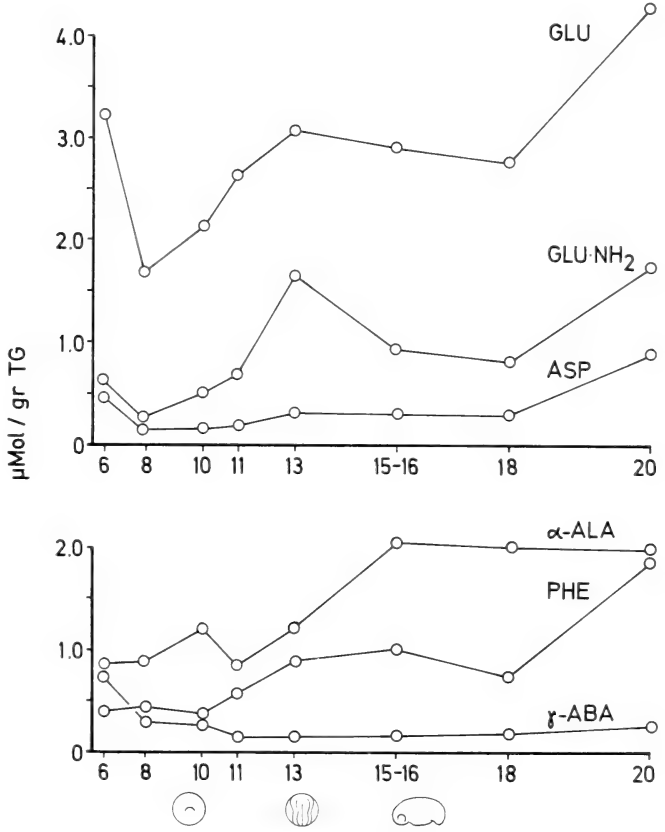


Abb. 4.

Veränderungen einzelner Ninhydrin-positiver Substanzen während der Embryonalentwicklung von *Rana temporaria* (Ionenaustausch-Chromatographie). Abszisse: Entwicklungsstadien; Ordinate: µM/gr Trockengewicht (TG).

gewicht steigt nach einer anfänglich raschen Abnahme bis zur Blastula um mehr als das Doppelte an (Abb. 4).

Wie bereits erwähnt, ist die Bestimmung des Glutamins mit der Ionenaustausch-Chromatographie problematisch, weil es mit Serin und Asparagin zusammenfällt. Da aber Asparagin in den Froschkeimen äusserst schwach konzentriert ist und Serin nur 4-6% des Glutamingehaltes beträgt, dürfen diese beiden Komponenten in der Glutamin-Darstellung (Abb. 4) vernachlässigt

werden. In bezug auf die quantitativen Veränderungen verhält sich Glutamin ganz ähnlich wie die Glutaminsäure. Sein geringer Gehalt ist teilweise durch die technischen Schwierigkeiten bedingt. Wir haben festgestellt, dass die papierchromatographischen Glutaminwerte die ionenaustausch-chromatographischen um das 2-2,5-fache übertreffen; sie ergaben ausserdem einen etwas abweichenden Kurvenverlauf. Dieser Unterschied könnte mit der Beobachtung von LEVENBOOK *et al.* (1965) erklärt werden, dass Glutamin beim Passieren einer Kunstharzsäule teilweise zerfällt. Nicht auszuschliessen ist auch ein Einfluss auf das leicht zersetzbare Glutamin durch unterschiedliche Extraktionsmethoden.

Die Asparaginsäure zeichnet sich aus durch eine anfängliche Abnahme bis zum Gastrulationsbeginn und eine anschliessende leichte Zunahme bis zum Auftreten der ersten Muskelkontraktionen (Stadium 18). Erst kurz vor dem Schlüpfen ist ein deutlicher Anstieg des Gehaltes feststellbar (Abb. 4). Ein ähnliches Verhalten zeigen auch Leucin, Isoleucin, Prolin und Threonin.

Der α-Alaningehalt ist ziemlich hoch, aber nur etwa die Hälfte der Glutaminsäure. Bis zur Schwanzknospenentwicklung steigt er stark an und bleibt dann bis zum Schlüpfen der Larve konstant (Abb. 4). Ferner zeigen die Werte dieser Aminosäure bezogen auf die Summe aller Ninhydrin-positiven Stoffe ausgeprägte Schwankungen: 8% in den Stadien 6, 11, 13 und 20, sonst um 14% (Tab. 6).

Phenylalanin ist durch einen konstanten Gehalt von der Morula bis zum Beginn der Gastrulation gekennzeichnet. Die Zunahme während der späteren Embryonalentwicklung ist oft durch einen vorübergehenden Rückgang zur Zeit der ersten Muskelkontraktionen unterbrochen (Abb. 4). Ein paralleles Verhalten wurde bei Glycin, Methionin, Tryptophan und Tyrosin festgestellt.

γ-Aminobuttersäure nimmt in der Blastula und während der Gastrulation deutlich ab und bleibt dann konstant mit einem Gehalt von 0,15 μM/gr Trockengewicht bis zum Schlüpfen (Abb. 4 und Tab. 6).

Im Morulastadium fanden wir neben Glutaminsäure, α-Alanin und γ-Aminobuttersäure erstaunlich viel Phosphoäthanolamin (Tab. 7). Während der weiteren Entwicklung nimmt dieses zuerst leicht ab, steigt jedoch im Laufe der Gastrulation wieder auf den Anfangswert. Danach sinkt es bis zum Stadium 18 um denselben Betrag und erreicht vor dem Schlüpfen nochmals den Anfangswert. Prozentual nimmt Phosphoäthanolamin ständig ab.

Die Glycerophosphoäthanolamin-haltige Fraktion 3-4 beträgt in der Morula, im Dotterpfropfstadium, während der Neurulation und Schwanzknospenbildung über 4% aller Ninhydrin-positiven Stoffe.

Glutathion kommt in allen untersuchten Stadien vor. Gegen Ende der Embryonalentwicklung scheint der Glutathiongehalt zu steigen (Tab. 7). Eine genaue quantitative Angabe ist jedoch schwierig, da der Gehalt dieses Stoffes eine grosse Streuung aufweist.

TABELLE 7

Veränderungen einiger Ninhydrin-positiver Substanzen während der Embryonalentwicklung von Rana temporaria *(µM/gr TG)*

	Morula St. 6 n=4		Blastula St. 8 n=3		Gastrula St. 9-10 n=4		Dotterpf. St. 11 n=4		Neurula St. 13 n=3		Schwanzkn. St. 15-16 n=5		Muskelkontr. St. 18 n=4		Schlüpfen St. 20 n=2	
	µM	%*	µM	%	µM	%	µM	%	µM	%	µM	%	µM	%	µM	%
1 CYS/HCYS . .	0,28	2,5	0,04	0,6	0,15	1,8	0,30	2,9	0,25	1,6	0,26	1,7	0,16	1,3	0,35	1,5
2 PSER/Peptid .																
3 GPEA/Peptid .	0,50	4,4	0,09	1,4	0,22	2,6	0,57	5,5	0,59	3,8	0,63	4,1	0,28	2,2	0,66	2,8
4			0,02	0,3	0,05	0,6							0,08	0,6	0,35	1,5
5 PEA	0,98	8,7	0,64	10,1	0,80	9,4	0,87	8,4	1,01	6,6	0,66	4,3	0,53	4,2	0,97	4,1
6 TAU	0,04	0,4	0,03	0,5	0,03	0,3	0,03	0,3	0,02	0,1	0,04	0,3	0,03	0,2	0,04	0,2
7 Peptid	0,16	1,4	0,08	1,3	0,10	1,2	0,15	1,4	0,16	1,0	0,10	0,7	0,06	0,5	0,18	0,8
8 GSH/GSSG .	0,04	0,4	0,01	0,2	0,08	0,9	0,04	0,4	0,05	0,3	0,12	0,8	0,10	0,8	0,12	0,5
9 unbekannt . .							0,09	0,9	0,07	0,4	0,08	0,5	0,02	0,2		
10 α-AAA	0,09	0,8	—	—	—	—	0,01	0,1	0,02	0,1	0,04	0,3	0,03	0,2	0,09	0,4
12 unbekannt . .							0,16	1,5	0,50	3,3	0,07	0,5	0,05	0,4	0,12	0,5
13 unbekannt . .	0,02	0,2	0,01	0,2	0,02	0,2	0,04	0,4	0,03	0,2	0,03	0,2	—	—	0,07	0,3
14 3-M-HIS . . .	0,12	1,1	0,06	0,9	0,06	0,7	0,05	0,5	0,10	0,6	0,11	0,7	0,13	1,0	0,34	1,4
Div. Unbekannte .			0,11	1,7	0,22	2,6					0,45	3,0	0,21	1,7	0,42	1,8
Total II	2,23		1,09		1,73		2,31		2,80		2,59		1,68		3,71	
Total I (Tab. 6) + Total II	11,29		6,34		8,47		10,36		15,38		15,16		12,68		23,69	

*Für die Berechnung der Prozentwerte wurde Total I + II verwendet.

7. Hydrolysate der Extrakte von *Rana temporaria*

Der Totalgehalt an Aminosäuren nimmt nach der Hydrolyse zu, was auf Abbau der Peptide, Phosphatester und weiteren Derivate zurückzuführen ist. In den verschiedenen Stadien ist die Zunahme jedoch verschieden gross, wie aus Tabelle 8 (unterste Zeile) hervorgeht. Diese Zunahme wird hauptsächlich durch Glycin verursacht; der Glycingehalt des Hydrolysates beträgt das 20-30-fache des Wertes vor der Hydrolyse, in der Morula sogar das 57-fache. Auf das Vorkommen von gebundenem Glycin werden wir noch zurückkommen (Seite 894).

Neben Glycin ist auch der Asparaginsäure-, Glutaminsäure-, und Aethanolamingehalt im Hydrolysat erhöht. Die Erhöhung des Asparaginsäuregehaltes wird hauptsächlich durch die Peptide bedingt, weil freies Asparagin höchstens in Spuren vorkommt. Glutaminsäure stammt aus Glutamin, Glutathion und diversen Peptiden.

Die Hydrolyse von Phosphoäthanolamin und Glycerophosphoäthanolamin liefert Aethanolamin (Seite 879). Die durch Hydrolyse freigesetzte Aethanolaminmenge ist im Vergleich mit dem freien Phosphoäthanolamin- und Glycerophosphoäthanolamingehalt zu klein; denn wie Tabelle 8 zeigt, ist der Phosphoäthanolamin-Gehalt allein vor der Hydrolyse (Zeile 5) meistens doppelt so gross wie die Aethanolamin-Zunahme (Zeile 4) nach der Hydrolyse. Die negative Bilanz des vorliegenden Amines ist unklar.

Die übrigen in der Tabelle 8 nicht aufgeführten Aminosäuren werden in ihrer Menge durch die Hydrolyse entweder nicht verändert, oder zeigen sogar eine Abnahme infolge teilweisen Zerfalles. Ninhydrin-positive Substanzen, welche nur im Hydrolysat auftreten, wie Sarcosin und Lävulinsäure, wurden bereits erwähnt (Seite 878).

8. Aminosäuren und Derivate bei verschiedenen Amphibienarten

Es folgt eine Beschreibung der Verhältnisse bei einzelnen Amphibienarten; für den Vergleich zwischen den Arten sei auf die Diskussion verwiesen.

a) Triturus alpestris

Die Gastrula- und Schwanzknospen-Extrakte von *T. alpestris* enthalten mehr als 30 verschiedene Fraktionen (Abb. 5). Im wesentlichen stimmen diese Fraktionen mit denjenigen von *R. temporaria* überein, mit Ausnahme des Arginins, welches bei dieser Urodelenart eindeutig nachgewiesen werden konnte. Auffallend ist ferner das unterschiedliche Mengenverhältnis der sauren Fraktionen, welche vor der Asparaginsäure eluiert werden.

In den beiden untersuchten Stadien zeigen die höchsten Konzentrationen Glutamin und Glutaminsäure (Tab. 9). Der Wert für die Glutaminfraktion

TABELLE 8

Zunahme einiger Ninhydrin-positiver Substanzen nach saurer Hydrolyse während der Embryonalentwicklung von Rana temporaria (μM/grTG)

	Entwicklungsstadien						
	6 n=1	8 n=2	9-10 n=2	11 n=3	13 n=2	15-16 n=2	18 n=1
ASP							
vH	0,36	0,21	0,07	0,08	0,18	0,28	0,25
nH	1,30	0,23	0,25	0,69	0,59	0,84	0,82
Zunahme (nH—vH)	0,94	0,02	0,18	0,61	0,41	0,56	0,57
GLU							
vH	4,87	1,56	2,05	2,69	3,24	2,43	2,42
nH	6,79	1,85	3,20	3,47	4,83	5,37	5,04
Zunahme	1,82	0,29	2,15	0,78	1,59	2,94	2,62
GLY							
vH	0,12	0,09	0,18	0,24	0,20	0,24	0,21
nH	6,87	2,30	4,99	4,50	6,62	5,08	4,90
Zunahme	6,75	2,21	4,81	4,26	6,42	4,84	4,69
EA							
vH	0,32	0,18	0,09	0,18	0,34	0,33	0,21
nH	0,91	0,31	0,68	1,02	0,94	0,72	0,51
Zunahme	0,59	0,13	0,59	0,84	0,60	0,39	0,30
PEA							
vH	0,94	0,69	1,01	0,97	1,16	0,67	0,48
nH	—	—	—	—	—	—	—
GPEA und Peptide							
vH	1,75	0,33	0,38	1,21	0,93	1,04	0,56
nH	—	—	—	—	—	—	—
*Summe I**							
vH	8,36	3,06	3,78	5,37	6,05	4,99	4,13
nH	15,87	4,69	9,12	9,68	12,98	12,01	11,27
Zunahme	7,51	1,63	5,34	4,31	6,93	7,02	7,14
*Summe II***							
vH	13,35	5,91	8,59	10,40	11,89	12,88	10,90
nH	20,07	6,71	14,27	14,45	18,83	20,29	18,48
Zunahme	6,72	0,80	7,68	4,05	6,94	7,41	7,58

*Summe der Werte von ASP, GLU, GLY, EA, PEA, GPEA und Peptiden vor (vH) und nach (nH) Hydrolyse.
**Summe aller Ninhydrin-positiven Stoffe.

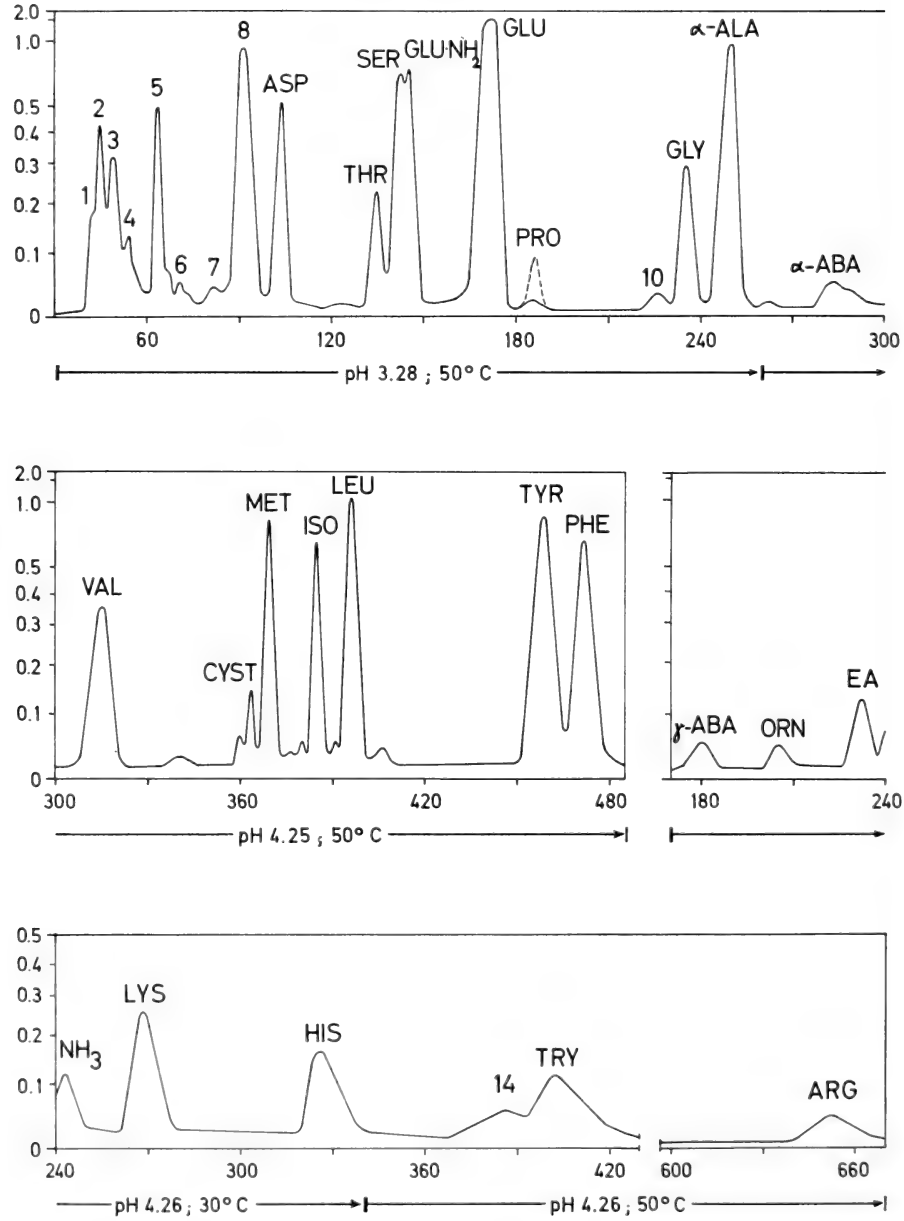


Abb. 5.

Ninhydrin-positive Substanzen während der Schwanzknospenentwicklung von *Triturus alpestris*, aufgetrennt mit Ionenaustausch-Chromatographie. Abszisse: Volumen des Eluates in ml; Ordinate: Absorption bei 570 nm (——) resp. 440 nm (- - -). Abkürzungen siehe Seite 869 und 878ff.

(zusammen mit Serin) übertrifft in der Gastrula den Glutaminsäuregehalt, im Schwanzknospenstadium dagegen nicht mehr, weil nun die Glutaminsäure stark zugenommen hat.

α-Alanin steht im Gastrulastadium an dritter Stelle. Im Schwanzknospenstadium ist sein Relativgehalt verglichen mit den übrigen Aminosäuren vermindert. Wie bei *R. temporaria* fanden wir in der Gastrula bedeutend mehr Phosphoäthanolamin als während der Schwanzknospenbildung.

Besonders bemerkenswert ist in beiden Stadien die hohe Konzentration von Glutathion. Im Schwanzknospenstadium beträgt der Gehalt das Doppelte der Gastrula. Beide Male handelt es sich um die reduzierte Form dieses Tripeptides.

Die meisten andern Aminosäuren und Derivate sind im Schwanzknospenstadium gegenüber der Gastrula verstärkt; Ausnahmen bilden Ornithin, Threonin, Glycin und die Fraktionen 1 und 2 (Tab. 9 und 10).

b) Triturus helveticus

Das Aminosäure-Muster dieser Art erwies sich als weitgehend gleich wie dasjenige von *T. alpestris*. Die Verteilung der einzelnen Aminosäuren und Derivate für das Gastrulastadium ist in Tabellen 9 und 10 angegeben. Wie daraus ersichtlich ist, übertreffen hier Phosphoäthanolamin und Ornithin die Konzentrationen bei allen übrigen Amphibienarten.

c) Xenopus laevis

Die Untersuchungen an *X. laevis* erfolgten an Eiern eines einzigen Weibchens. Da sich die Keime dieser Art sehr schnell entwickeln, musste für die Bestimmung das Material vom mittleren Gastrulastadium bis zum späten Neurulastadium zusammengenommen werden, was einem Alter von 24 bis 32 Stunden entsprach. In der zweiten Probe wurden frisch geschlüpfte Larven verwendet.

Das Muster aller Ninhydrin-positiven Komponenten für das Gastrula-Neurulastadium ist in Abbildung 6 abgebildet. Infolge ihrer ungewöhnlich hohen Konzentration dominiert γ-Aminobuttersäure im Bereich der basischen Aminosäuren. Wie auch bei *T. alpestris* und *T. helveticus* kommt Arginin in nachweisbarer Menge vor. In beiden untersuchten Stadien trat ein neuer Stoff auf, der bei einer Säulentemperatur von 50° C mit Prolin überlappt und bei 30° C unmittelbar nach der Glutaminsäure eluiert wird. Gemäss seines chromatographischen Verhaltens wird er vorläufig als Citrullin bezeichnet. Glutathion wurde im Gegensatz zum Gastrula-Neurulastadium in den geschlüpften Larven überwiegend in oxydierter Form nachgewiesen.

Zur Zeit der Gastrulation und Neurulation beträgt der Glutaminsäureanteil mehr als 1/5 und der Glutaminanteil etwa 1/10 aller Aminosäuren. Beide Stoffe zeigen eine deutliche Abnahme in ihrer Relativkonzentration bis zum Larven-

TABELLE 9

Gehalt an Aminosäuren in einigen ausgewählten Embryonalstadien verschiedener Amphibienarten

	T. helveticus Gastrula		*T. alpestris* Gastrula		*T. alpestris* Schwanzknospe		*X. laevis* Gastrula-Neurula		*X. laevis* Larven	
	µM	%*	µM	%	µM	%	µM	%	µM	%
α-ALA	1,30	8,0	1,40	9,2	1,88	6,7	0,48	2,8	2,72	5,9
β-ALA	+		+		0,08	0,3	+		+	
α-ABA	+		0,02	0,1	0,17	0,6	0,05	0,3	0,27	0,6
γ-ABA	0,15	0,9	+		0,06	0,2	1,06	6,1	0,19	0,4
β-AIBA	—		—		—		—		—	
ARG	0,16	1,0	0,08	0,5	0,26	0,9	0,08	0,5	0,53	1,1
ASP	0,56	3,5	0,70	4,6	0,87	3,1	0,53	3,0	3,06	6,7
CYST	+		+		+		+		+	
CIT	—		—		—		+		+	
EA	0,07	0,4	0,07	0,5	0,31	1,1	0,21	1,2	0,29	0,6
GLU-NH_2**	2,48	15,5	2,87	18,9	2,36	8,4	2,71	15,6	5,33	12,8
GLU	1,96	12,2	1,91	12,6	5,55	19,7	3,91	22,5	7,50	16,3
GLY	0,80	5,0	0,49	3,2	0,51	1,8	0,21	1,2	1,73	3,7
HIS	0,54	3,4	0,33	2,2	0,70	2,5	0,10	0,6	0,47	1,0
ISO	0,18	1,1	0,19	1,3	0,68	2,4	0,31	1,8	0,96	2,1
LEU	0,36	2,2	0,36	2,4	1,42	5,0	0,43	2,5	2,36	5,1
LYS	0,34	2,1	0,21	1,4	0,70	2,5	0,38	2,2	1,15	2,5
MET	0,33	2,1	0,35	2,3	0,75	2,7	0,18	1,0	0,77	1,7
ORN	0,35	2,2	0,21	1,4	0,11	0,4	0,27	1,5	0,20	0,4
PHE	0,55	3,4	0,42	2,8	1,76	6,2	0,82	4,7	3,99	8,7
PRO	0,31	1,9	0,28	1,8	0,65	2,3	0,37	2,1	0,77	1,7
THR	0,32	2,0	0,44	2,9	0,35	1,2	0,58	3,3	1,18	2,5
TRY	0,19	1,2	0,04	0,3	0,94	3,3	0,17	1,0	0,69	1,5
TYR	0,29	1,8	0,48	3,2	2,23	7,9	0,33	1,9	4,11	9,0
VAL	0,28	1,7	0,27	1,8	1,00	3,5	0,46	2,6	1,63	3,5
Total I	11,52		11,12		23,34		13,64		40,50	

*Für die Berechnung der Prozentwerte wurde Total I + II (Tab. 10) verwendet.
**Im Wert für Glutamin sind die Werte für Serin und ev. Asparagin inbegriffen.

TABELLE 10

Gehalt an einigen Ninhydrin-positiven Substanzen in Embryonen und Larven verschiedener Amphibienarten

	T. helveticus Gastrula		*T. alpestris* Gastrula		*T. alpestris* Schwanzknospe		*X. laevis* Gastrula-Neurula		*X. laevis* Larven	
	µM	%*	µM	%	µM	%	µM	%	µM	%
1 CYS/HCYS	0,64	4,0	0,90	5,9	0,72	2,6	0,21	1,2	0,34	0,7
2 PSER/Peptid										
3 GPEA/Peptid	0,49	3,1	0,34	2,2	0,62	2,2	0,49	2,8	0,53	1,1
4 GPEA/Peptid	0,29	1,8	0,21	1,4	0,23	0,8	0,14	0,8	0,22	0,5
5 PEA	1,70	10,6	1,33	8,8	0,74	2,6	1,08	6,2	1,85	4,0
6 TAU	0,05	0,3			0,06	0,2	0,20	1,1	0,18	0,4
7 Peptid	0,06	0,4	0,06	0,4	0,05	0,2	0,23	1,3	0,19	0,4
8 GSH/GSSG	0,95	5,9	1,06	7,0	2,08	7,4	1,23	7,1	2,03	4,4
10 α-AAA	0,04	0,3	0,02	0,1	0,06	0,2	0,05	0,3	0,34	0,7
14 3-M-HIS	0,28	1,7	0,12	0,8	0,31	1,1	0,13	0,7	—	
Total II	4,50		4,04		4,87		3,76		5,50	
Total I (Tab. 9) + Total II	16,02		15,16		28,21		17,40		46,18	

*Für die Berechnung der Prozentwerte wurde Total I (Tab. 9) + II verwendet.

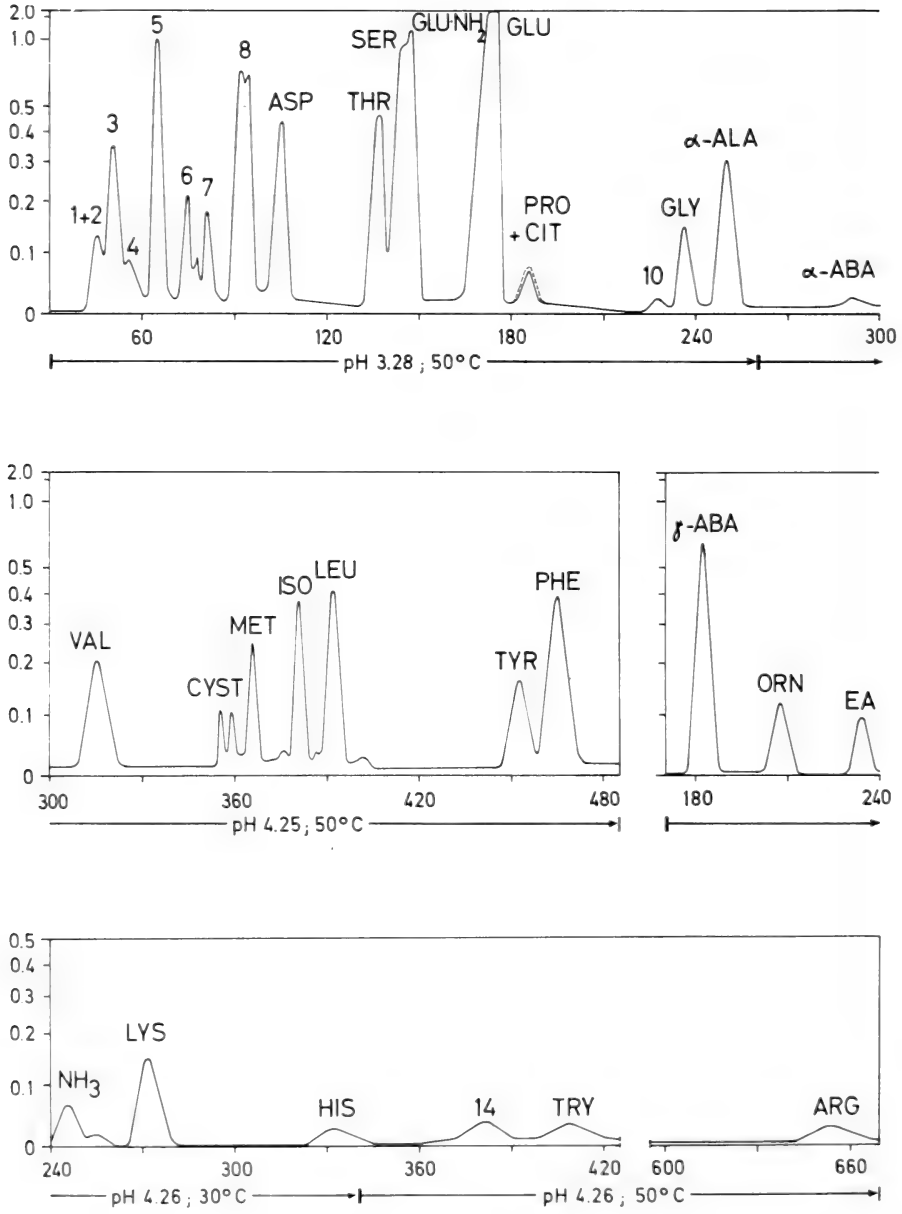


Abb. 6.

Ninhydrin-positive Substanzen von Gastrulation bis Neurulation bei *Xenopus laevis*, aufgetrennt mit Ionenaustausch-Chromatographie. Abszisse: Volumen des Eluates in ml; Ordinate: Absorption bei 570 nm (——) resp. 440 nm (– – –). Abkürzungen siehe Seite 869 und 878ff.

stadium trotz des Anstieges in ihrem Absolutgehalt (Tab. 9). Dies hängt mit der starken Vermehrung anderer Aminosäuren zusammen.

Im Vergleich zu anderen Amphibienarten haben junge Embryonen von *Xenopus* einen auffallend niedrigen α-Alaningehalt, der zur Zeit des Schlüpfens um mehr als das 5-fache erhöht wird (Tab. 9). Das umgekehrte gilt für γ-Aminobuttersäure, die in Gastrula/Neurula 1,06 μM/gr TG beträgt, in frisch geschlüpften Larven aber nur noch 0,19 μM/gr TG.

d) Bombina variegata

Bei *B. variegata* reichte das Material nur für papierchromatographische Bestimmungen, wobei 5-15 Keime für eine Probe verwendet wurden. Eine vollständige Aufnahme des Stoffinventars war deshalb nicht möglich.

Im Dotterpfropfstadium konnten mindestens 15 verschiedene Aminosäuren und Derivate identifiziert werden, worunter Glutamin und α-Alanin dominieren (Tab. 11). Der Gehalt von Glutaminsäure beträgt bloss etwa 1/7 desjenigen von

TABELLE 11

Ninhydrin-positive Stoffe im Dotterpfropfstadium von Bombina variegata *(nach 2-dimensionaler Papierchromatographie).*

	μM/grTG	%*
α-ALA	11,42	24,3
ASP	0,57	1,2
GLU-NH_2	14,72	31,3
GLU	2,38	5,1
GLY	0,42	0,9
LEU/ISO	3,72	7,9
PEA	1,42	3,0
PSER	0,81	1,7
SER	0,63	1,3
THR	2,51	5,3
TYR	2,94	6,2
VAL/MET/PHE	2,56	5,4
GSH/GSSG + Unbekannte	2,97	6,3
Total	47,07	

*Für die Berechnung der Prozentwerte wurde der totale Gehalt an Ninhydrin-positiven Stoffen verwendet.

Glutamin. Unter den Phosphatestern wurden Phosphoäthanolamin und Phosphoserin nachgewiesen; möglicherweise ist Glycerophosphoäthanolamin vorhanden, welches in der Nähe von Glutamin einen deutlichen Fleck bildet. Das

Vorkommen von Glutathion steht fest. Zwischen Asparaginsäure und Glutaminsäure lässt sich auf dem Chromatogramm ein ziemlich stark konzentrierter, Ninhydrin-positiver Stoff feststellen, der jedoch nicht identifiziert wurde.

D. DISKUSSION

Das Muster der freien Aminosäuren und Derivate bei den hier untersuchten Amphibienkeimen ist nach Ionenaustausch-Chromatographie wesentlich differenzierter als nach Papierchromatographie, was auch bei Untersuchungen an Insekten von CHEN und HANIMANN (1965) und CHEN *et al.* (1967) beobachtet wurde. Es konnten alle für die Synthese von Proteinen benötigten Aminosäuren festgestellt werden mit Ausnahme von Cystin. Jedoch wurde das Vorkommen von Cystin und Cystein sowohl bei *X. laevis* (DEUCHAR, 1956) als auch bei *B. viridis* und *B. vulgaris* (METAFORA, 1967) beschrieben. Arginin weist bei manchen Amphibienarten eine sehr schwache Konzentration auf, was mit der Beobachtung von METAFORA (1967) übereinstimmt. Im Gegensatz zu den Ergebnissen anderer Autoren konnte Tryptophan eindeutig nachgewiesen werden.

Es wurden auch zahlreiche Aminosäuren, die nicht direkt am Aufbau der Proteine beteiligt sind, festgestellt. Dies betrifft vorab β-Alanin, α-Aminobuttersäure, α-Aminoadipinsäure, γ-Aminobuttersäure, β-Aminoisobuttersäure, Ornithin und 3-Methyl-histidin. Freies 3-Methyl-histidin ist aus dem Urin von Säugern isoliert (TALLAN *et al.*, 1954) und in verschiedenen Geweben von Katzen nachgewiesen worden (TALLAN *et al.*, 1954). Seine physiologische Funktion ist nicht bekannt; es stammt weder aus Proteinen (TALLAN *et al.*, 1954) noch ist es an Peptide gebunden. Dagegen fehlt 1-Methyl-histidin, ein Baustein von Anserin, bei den von uns untersuchten Embryonen.

Unter den Ninhydrin-positiven Phosphatestern wurden Phosphoäthanolamin, Glycerophosphoäthanolamin und Phosphoserin identifiziert und für Amphibien erstmals nachgewiesen. In bezug auf Phosphoäthanolamin ist es erstaunlich, dass es von anderen Autoren nie erwähnt wurde. Nach unserer Feststellung kommt dieser Phosphatester in allen Stadien in beträchtlicher Menge vor. HOLTFRETER *et al.* (1950) fanden auf 2-dimensionalen Papierchromatogrammen von *R. pipiens*-Embryonen einen Stoff, den sie " underglutamic acid " nannten. Vermutlich handelt es sich dabei um Phosphoäthanolamin, weil synthetisches Phosphoäthanolamin an derselben Stelle gefunden werden kann (CHEN *et al.*, 1966). Demgegenüber bezeichnete CHEN (1956) einen in der Lage entsprechenden Flecken bei *T. alpestris*-Embryonen als Cystin, welches nach dem vorliegenden Befund ebenfalls als Phosphoäthanolamin betrachtet werden muss; Phosphoäthanolamin umfasst in der Gastrula von *T. alpestris* immerhin 9% aller freien Aminosäuren (Tab. 8).

Fraktion 11 ist ein stark Serin-haltiges Peptid: es könnte ein Abbauprodukt der Phosphovitin-ähnlichen Komponente von Dotterplättchen darstellen, welche 45% Serin enthält (WALLACE 1963*a*, 1963*b*).

Im Laufe der Embryonalentwicklung finden nur unbedeutende qualitative Veränderungen des Aminosäurenpools statt. Bei *R. temporaria* fanden wir z. B. von der Morula bis zum Schlüpfen der Larve die gleichen 27 Ninhydrin-positiven Substanzen. Ebenfalls ein weitgehend konstantes Muster wurde während der Embryogenese von *R. pipiens* (EAKIN *et al.*, 1950; KUTSKY *et al.*, 1953), *X. laevis* (DEUCHAR, 1956), *B. viridis* und *B. vulgaris* (METAFORA, 1967) festgestellt.

Hingegen wurden bei allen Amphibien, insbesondere bei *R. temporaria*, charakteristische Stadium-abhängige, quantitative Veränderungen festgestellt. Bereits in der Furchung sinkt die Totalkonzentration der Aminosäuren ab, was auf Proteinsynthese hindeutet. Bei Seeigeln wurde nachgewiesen, dass unmittelbar nach der Befruchtung bereits Proteine synthetisiert werden, die für die erste Zellteilung notwending sind (TIMOURIAN und UNO, 1967). Diese Abnahme wurde auch bei *B. vulgaris*, *B. viridis* (METAFORA, 1967) und *X. laevis* (DEUCHAR, 1956) beobachtet. Der Abbau der Dotterproteine beginnt bei *Xenopus* während der Gastrulation (SELMAN und PAWSEY, 1965), zuerst nur in den dotterreichen Zellen des Urdarms. Im fortgeschrittenen Schwanzknospenstadium erfolgt der Dotterabbau im Chordamaterial und in der Epidermis; nach dem Schlüpfen der Larven aus der Gallerthülle werden die Dotterplättchen schliesslich in allen Geweben abgebaut. Diese Phasen im Dotterabbau können mit dem Aminosäurengehalt insofern korreliert werden, als während der Gastrulation und Neurulation ein allmählicher Anstieg von freien Aminosäuren im Extrakt beobachtet wird, der sich im Laufe der Schwanzknospenentwicklung intensiviert. Bei *Bufo* setzt die Aminosäuren-Zunahme erst zu Beginn der Neurulation ein; sie zeigt bei *B. viridis* einen 3-4mal stärkeren Anstieg als bei *B. vulgaris* (METAFORA, 1967). Je nach Species variieren offenbar Zeitpunkt und Intensität des Dotterabbaues, womit sich dieses unterschiedliche Verhalten des Aminosäurengehaltes erklärt.

Die durch den Abbau des Dotters freigesetzten Aminosäuren werden grösstenteils für die Synthese der gewebespezifischen Proteine gebraucht. Die Differenzierung beginnt nach der Gastrulation und wird während der Neurulation und Larvenentwicklung fortgesetzt. Offensichtlich stellt die Poolgrösse der Aminosäuren ein Gleichgewicht zwischen diesen Ab- und Aufbauprozessen dar. Dabei muss auch der Intermediärstoffwechsel der einzelnen Komponenten berücksichtigt werden. Transaminasen wurden z. B. in Embryonalgeweben von *R. pipiens* (WALLACE, 1961) und *T. alpestris* (ARRENBRECHT, 1968) nachgewiesen und weisen phasenspezifische Enzymaktivitäten auf. Es ist deshalb nicht verwunderlich, dass die quantitativen Veränderungen der einzelnen Aminosäuren nicht immer parallel zur Gesamtsumme verlaufen: beispielsweise fehlt bei α-Alanin die ausgeprägte Zunahme vor dem Schlüpfen; ausserdem zeigt der prozentuale

Anteil von Alanin bei *R. temporaria* grosse Schwankungen, weil dies bekanntlich eine metabolisch aktive Aminosäure ist. FLICKINGER (1949) konnte durch Zugabe hoher α-Alanindosen den Abbau von Dotterplättchen in Neuralleistenzellen von Amphibien verhindern. Vielleicht könnte man α-Alanin eine regulierende Funktion im Dotterabbau zuschreiben.

γ-Aminobuttersäure ist bei *X. laevis* stark konzentriert, bei *R. temporaria* mittelmässig und bei beiden *Triturus*-Arten sehr schwach. Ornithin zeigt vorab bei *R. temporaria* einen minimalen Gehalt. In der Larve von *Xenopus* fehlt 3-Methyl-histidin. DEUCHAR (1962) vergleicht den Verlauf einiger Aminosäuren während der Embryogenese von *R. pipiens*, *T. alpestris* und *X. laevis* und kommt zum Schluss, dass 1. bezüglich Asparaginsäure alle 3 Arten gleich sind und 2. im Verlauf von Glutaminsäure und Glutamin Artunterschiede bestehen. Unsere Daten bestätigen diesen Befund. Das komplementäre Verhalten von Glutaminsäure und Glutamin bei *X. laevis* und *T. alpestris* konnte bei *R. temporaria* jedoch nicht festgestellt werden.

Freies Glycin ist bei *R. temporaria* relativ schwach konzentriert, zeigt aber nach saurer Hydrolyse eine 20-30-fache Zunahme. KUTSKY *et al.* (1953) fanden bei *R. pipiens* mit mikrobiologischen Methoden einen ähnlichen Gehalt an gebundenem Glycin. In welcher Form das gebundene Glycin in Embryonen von *R. temporaria* vorliegt, ist bis jetzt unklar. An den Stellen, wo nach HAMILTON (1963) Peptide mit 3-4 Glycinresten aus der Säule erscheinen, treten nur sehr kleine Fraktionen auf. Einen Hinweis für glycinhaltige Peptide lieferte jedoch der Nachweis von Glycylglycin-Dipeptidase und Diglycylglycin-Tripeptidase bei *B. vulgaris* (URBANI, 1962). Aktiviertes Glycin stellte MOLINARO (1963, 1964) in unbefruchteten Eiern von *Ciona intestinalis* fest; nach der Befruchtung und besonders während der Gastrulation nimmt dieses stark zu. Ein ungewöhnlich hoher Glycingehalt wurde auch in Seeigelkeimen verschiedener Arten gefunden (KAVANAU, 1953; CHEN und BALTZER, 1958). Eine grosse Glycinreserve wäre wegen der vielseitigen Stoffwechselfunktionen von Glycin verständlich.

Die beiden Triturusarten sowie *Xenopus* weisen erheblich mehr Glutathion auf als *R. temporaria*. Das Vorkommen dieses Stoffes in *Xenopus*-Keimen wurde früher von DEUCHAR (1956) nachgewiesen. Der Glutathiongehalt scheint mit aktiver Zellproliferation korreliert zu sein (HANES *et al.*, 1950): GREGORY *et al.* (1936) stellten bei Embryonen einer Hühnerrasse mit erhöhter Proliferationsrate einen grösseren Glutathiongehalt fest. Glutathion wirkt als Coenzym der Triosephosphatdehydrogenase und Glyoxalase (LEUTHARDT, 1961). Da bei Amphibien vor dem Schlüpfen aus der Gallerthülle vorwiegend Kohlenhydrate als Energielieferanten verwendet werden (BRACHET, 1960), könnte der hohe Glutathiongehalt gewisser Arten damit in Zusammenhang gebracht werden.

Besonders auffällig im Aminosäurenpool von Amphibienembryonen sind die grossen Mengen von Phosphoäthanolamin und Glycerophosphoäthanolamin.

Bekanntlich stehen diese beiden Phosphatester in enger Verbindung mit dem Stoffwechsel der Phosphatide (LEUTHARDT, 1961): sie können durch Abbau der Kephaline entstehen. Andererseits, wie bei Säugern nachgewiesen wurde, kann das Phosphoäthanolamin durch Phosphorylierung des Aethanolamins gebildet werden, und dieses dient wiederum als Vorstufe zur Synthese des Glycerophosphoäthanolamins (ANSELL und DAWSON, 1951; ANSELL und NORMAN, 1953; DAWSON, 1955; GAMBLE, 1963). Ueber die Biosynthese und morphogenetische Bedeutung der Phosphatester in Amphibienkeimen liegen noch keine Untersuchungen vor. Dafür könnte Markierung mit Isotopen und Isolierung der für die Synthese benötigten Enzyme während der Embryogenese Aufschluss geben.

E. ZUSAMMENFASSUNG

1. Mittels Ionenaustausch-Chromatographie wurden über 30 Ninhydrin-positive Fraktionen in verschiedenen Embryonalstadien von *Rana temporaria*, *Triturus alpestris*, *Triturus helveticus* und *Xenopus laevis* aufgetrennt. Mit Ausnahme von Cystin und Cystein konnten alle für die Proteinsynthese benötigten Aminosäuren nachgewiesen werden. Es wurden auch Aminosäuren, die nicht direkt am Aufbau der Proteine beteiligt sind, festgestellt, wie β-Alanin, α- und γ-Aminobuttersäure, β-Aminoisobuttersäure, α-Aminoadipinsäure, Ornithin und 3-Methyl-histidin.

2. Derivate von Aminosäuren, die in den untersuchten Amphibienkeimen regelmässig vorkommen, sind vor allem Phosphatester und Peptide. Unter den Phosphatestern wurden Phosphoäthanolamin, Glycerophosphoäthanolamin und Phosphoserin identifiziert; der Gehalt an Phosphoäthanolamin erwies sich als besonders hoch. Das Tripeptid Glutathion wurde bei allen untersuchten Arten und Stadien gefunden; es kann sowohl in oxydierter als auch in reduzierter Form vorliegen. Bei *Rana temporaria* liess sich auch ein stark Serin-haltiges Peptid nachweisen. Die Tatsache, dass der Glycingehalt in allen Hydrolysaten um das 20-30-fache erhöht ist, deutet auf das Vorkommen von gebundenem Glycin hin.

3. Im Muster der freien Ninhydrin-positiven Substanzen besteht nach Ionenaustausch-Chromatographie eine weitgehende Aehnlichkeit zwischen den untersuchten Arten und den verschiedenen Entwicklungsstadien einer Art. Die von anderen Autoren beobachteten qualitativen Unterschiede sind wahrscheinlich auf geringe Probemenge und niedrige Konzentration der untersuchten Komponenten zurückzuführen.

4. Die papierchromatographische Untersuchung des Dotterpfropfstadiums von *Bombina variegata* ergab 15 Ninhydrin-positive Stoffe, unter denen auch Phosphoäthanolamin, Phosphoserin und Glutathion vertreten sind.

5. Bei *Rana temporaria* bleiben Trockengewicht und Stickstoffgehalt während der ganzen Embryogenese nahezu konstant. Hingegen nimmt der Totalgehalt Ninhydrin-positiver Stoffe bis zur Gastrulation eindeutig ab und steigt anschliessend bis nach dem Schlüpfen dauernd an. Der Anstieg fällt mit dem Dotterabbau und der Differenzierung während der Neurulation und Larvalentwicklung zusammen. Die einzelnen Aminosäuren und Derivate zeigen stadiumspezifische quantitative Veränderungen, die teils mit dem Verlauf des Totalgehaltes korreliert sind, teils aber ein abweichendes Verhalten aufweisen.

6. Die biochemisch-morphogenetische Bedeutung der vorliegenden Befunde für die Embryonalentwicklung von Amphibien wird diskutiert.

Résumé

1. Plus de 30 fractions positives à la ninhydrine ont été séparées au moyen de la chromatographie à échange de ions dans différents stades embryonnaires de *Rana temporaria*, *Triturus alpestris*, *Triturus helveticus* et *Xenopus laevis*. A l'exception de la cystine et de la cystéine, tous les acides aminés qui prennent part à la synthèse des protéines ont été déterminés. En plus, des acides aminés qui ne sont pas utilisés directement pour la synthèse des protéines, comme la β-alanine, l'acide α- et γ-aminobutyrique, l'acide β-aminoisobutyrique, l'acide α-aminoadipique, l'ornithine, et la 3-methylhistidine, ont aussi été trouvés.

2. Les dérivés des acides aminés qui apparaissent régulièrement dans les embryons d'amphibiens étudiés sont des esters phosphatés et des peptides. Parmi les esters phosphatés la phospho-éthanolamine, dont la concentration est très haute, ainsi que la glycero-phospho-éthanolamine et la phospho-sérine ont été identifiées. Le tripeptide glutathion se trouve dans toutes les espèces et dans tous les stades étudiés, soit sous sa forme oxygénée, soit sous forme réduite. Chez *Rana temporaria*, un peptide riche en sérine a été demontré. Le fait que, dans tous les hydrolysats, la concentration de glycine est de 20 à 30 fois plus élevée, suggère la présence de glycine fixée.

3. La répartition des substances libres, positives à la ninhydrine après chromatographie à échange de ions, démontre une grande analogie entre les espèces analysées et entre les différents stades de la même espèce. Les différences qualitatives rapportées par d'autres auteurs semblent pouvoir être attribuées à des concentrations basses des composants et aussi à des échantillons trop petits.

4. L'expérience sur le stade de bouchon vitellin de *Bombina variegata* à l'aide de la chromatographie sur papier démontre la présence de 15 substances positives à la ninhydrine, y-compris la phospho-éthanolamine, la phospho-sérine et le glutathion.

5. Chez *Rana temporaria* le poids sec et le contenu de l'azote total restent presque constants pendant toute l'embryogenèse. En contraste, la quantité totale des substances positives à la ninhydrine diminue sans doute jusqu'au stade de la gastrulation, suivie d'une augmentation jusque à l'éclosion. Cette augmentation coïncide avec l'utilisation du vitellus et avec les processus de la différenciation pendant la neurulation et au cours du développement larvaire. Les divers acides aminés et leurs dérivés présentent des modifications quantitatives, spécifiques de chaque stade, dont une partie seulement sont en corrélation avec les modifications du contenu total.

6. La signification biochimique et morphogénétique des résultats pour l'embryogenèse des amphibiens est discutée.

Summary

1. More than 30 ninhydrin-positive fractions were separated by ion-exchange chromatography in different embryonic stages of *Rana temporaria*, *Triturus alpestris*, *Triturus helveticus* and *Xenopus laevis*. All amino acids needed for protein synthesis could be identified with the exception of cystine and cysteine. Amino acids with no direct participation in protein synthesis, such as β-alanine, α- and γ-aminobutyric acid, β-aminoisobutyric acid, α-aminoadipinic acid, ornithine and 3-methyl-histidine, were also found.

2. Amino acid derivatives occuring regularly in the amphibian embryos studied are mainly phosphate esters and peptides. Among the phosphate esters phosphoethanolamine, glycerophosphoethanolamine and phosphoserine have been identified; the concentration of phosphoethanolamine is especially high. The tripeptide glutathione, either in the oxidized or reduced form, was found in all species and at all stages studied. In *Rana temporaria* a peptide rich in serine was also found. The fact that the concentration of glycine is increased 20 to 30 times after hydrolysis indicates the occurrence of bound glycine.

3. The pattern of free ninhydrin-positive substances by ion-exchange chromatography is remarkably similar between the species studied and the different developmental stages of a single species. The qualitative differences reported by other authors seem to be due to the limited amount of samples used and the low concentration of these components.

4. Paper chromatographic analyses of embryos of *Bombina variegata* at the yolk-plug stage revealed 15 ninhydrin-positive substances, including phosphoethanolamine, phosphoserine and glutathione.

5. Both the dry weight and total nitrogen content of *Rana temporaria* remain at an essentially constant level during the whole embryogenesis, whereas the total

amount of ninhydrin-positive substances decreases during gastrulation and increases thereafter untill after hatching. This increase coincides with the breakdown of yolk and cellular differentiation during neurulation and larval development. The quantitative changes of individual amino acids and derivatives appear to be stage-specific and are partly correlated with those of the total amount.

6. The biochemical and morphogenetic significance of the present results for the embryonic development of amphibians is discussed.

F. LITERATURVERZEICHNIS

ALLEN, E. H., E. GLASSMAN and R. S. SCHWEET. 1960*a*. *Incorporation of amino acids into ribonucleic acid. I. The role of activating enzymes.* J. biol. Chem. 235: 1061—1067.

— E. GLASSMAN, E. CORDES and R. S. SCHWEET. 1960*b*. *Incorporation of amino acids into ribonucleic acid. II. Amino acid transfer to ribonucleic acid.* J. biol. Chem. 235: 1068-1074.

ANSELL, G. B. and R. M. C. DAWSON. 1951. *Ethanolamine O-Phosphoric acid in rat brain.* Biochem. J. 50: 241-246.

— and J. M. NORMAN. 1953. *Glycerylphosphorylethanolamine in rat brain.* Biochem. J. 55: 768-774.

ARRENBRECHT, S. 1968. *Glutamat-Oxalacetat-Transaminase und Glutamat-Pyruvat-Transaminase in Geweben von Triturus alpestris und ihre Aktivität während der Embryogenese.* Diplomarbeit, Universität Zürich.

BARTH, L. G. and L. J. BARTH. 1951. *The relation of adenosin triphosphate to yolk utilization in the frog's egg.* J. exp. Zool. 116: 99-121.

— and L. J. BARTH. 1954. *The Energetics of Development.* Columbia University Press, New York.

BOELL, E. J. and S. C. SHEN. 1954. *An improved ultra-micro Kjeldahl technique.* Exp. Cell Res. 7: 147-152.

BRACHET, J. 1960. *The Biochemistry of Development.* Pergamon Press, London.

BROWN, G. W. 1964. *The metabolism of amphibia. In « Physiology of the Amphibia »* (J. A. MOORE ed.), pp. 1-98. Academic Press, New York and London.

CHEN, P. S. 1956. *Metabolic changes in free amino-acids and peptides during urodele development.* Exp. Cell Res. 10: 675-686.

— and F. BALTZER. 1958. *Species-specific differences in sea-urchin eggs and embryos (pure species and hybrids).* Nature. 181: 98-100.

— and C. DIEM. 1961. *A sex-specific ninhydrin-positive substance found in the paragonia of adult males of Drosophila melanogaster.* J. Insect Physiol. 7: 289-298.

— und F. HANIMANN. 1965. *Ionenaustausch-chromatographische Untersuchungen über die freien Aminosäuren und Derivate während der Entwicklung von Drosophila melanogaster.* Z. Naturf. 20*b*: 307-312.

— F. HANIMANN und C. ROEDER-GUANELLA. 1966. *Phosphatester der Aminosäuren Serin und Tyrosin sowie des Aethanolamins in Drosophila melanogaster.* Rev. suisse Zool. 73: 219-228.

CHEN, P. S. F. HANIMANN und H. BRIEGEL. 1967. *Freie Aminosäuren und Derivate in Eiern von Drosophila, Culex und Phormia.* Rev. suisse Zool. 74: 570-589.

— E. KUBLI und F. HANIMANN. 1968. *Auftrennung der freien Ninhydrin-positiven Stoffe in Phormia und Drosophila mittels zwei-dimensionaler Hochspannungselektrophorese.* Rev. suisse Zool. 75: 509-523.

DAWSON, R. M. C. 1955. *The role of glycerophosphorylcholine and glycerophosphorylethanolamine in liver phospholipid metabolism.* Biochem. J. 59: 5-8.

DEUCHAR, E. M. 1956. *Amino acids in developing tissues of Xenopus laevis.* J. Embryol. exp. Morph. 4: 327-346.

— 1961. *Amino-acid activation in embryonic tissues of Xenopus laevis. I. Increased ^{32}P exchange between pyrophosphate and adenosine triphosphate in the presence of added L-leucine.* Exp. Cell Res. 25: 364-373.

— 1962. *Amino-acid activation in embryonic tissues of Xenopus laevis. II. Hydroxamic acid formation in the presence of L-leucine.* Exp. Cell Res. 26: 568-570.

DEYRUP, I. J. 1964. *Water balance and kidney.* In "*Physiology of the Amphibia*" (J. A. MOORE ed.), pp. 251-328. Academic Press, New York und London.

DRÈZE, A., S. MOORE und E. J. BIGWOOD. 1954. *On the desalting of solutions of amino acids by ion exchange.* Anal. chim. acta. 11: 554-558.

EAKIN, R. M., W. E. BERG and P. B. KUTSKY. 1950. *Studies on protein metabolism of the amphibian embryo. II. Free amino acids.* Proc. Soc. exp. Biol. N. Y. 75: 32-34.

FLICKINGER, R. A. 1949. *A study of the metabolism of amphibian neural crest cells during their migration and pigmentation in vitro.* J. exp. Zool. 112: 465-484.

GAMBLE, J. J. 1963. *Isolation and identification of glycerylphosphorylethanolamine from aqueous extracts of mitochondria.* Biochim. Biophys. Acta. 74: 130-131.

GREGG, J. R. and R. BALLENTINE. 1946. *Nitrogen metabolism of Rana pipiens during embryonic development.* J. exp. Zool. 103: 143-168.

GREGORY, P. W., V. S. ASMUNDSON and H. GOSS. 1936. *Glutathione concentration and hereditary size. V. Comparative studies with Barred Plymouth Rock and White Leghorn embryos.* J. exp. Zool. 73: 263-284.

HAMILTON, P. B. 1963. *Ion exchange chromatography of amino acids.* Anal. Chem. 35: 2055-2064.

HANES, C. S., F. J. R. HIRD and F. A. ISCHERWOOD. 1950. *Synthesis of peptides in enzymic reactions involving glutathione.* Nature. 166: 288.

HOLTFRETER, J., T. R. KOSZALKA and L. L. MILLER. 1950. *Chromatographic studies of amino acids in the eggs and embryos of various species.* Exp. Cell Res. 1: 453-459.

KAVANAU, J. L. 1953. *Metabolism of free amino acids, peptides and proteins in early sea urchin development.* J. exp. Zool. 122: 285-335.

KUTSKY, P. B., R. M. EAKIN, W. E. BERG and J. L. KAVANAU. 1953. *Protein metabolism of amphibian embryo. IV. Quantitative changes in free and non-protein amino acids.* J. exp. Zool. 124: 263-277.

LEHMANN, F. E. 1945. *Einführung in die physiologische Embryologie.* Birkhäuser, Basel.

LEUTHARDT, F. 1961. *Lehrbuch der physiologischen Chemie.* Walter de Gruyter, Berlin.

LEVENBOOK, L., M. L. DINAMARCA and F. LUCAS. 1965. *Unusual free amino acids and ninhydrin-positive substances during morphogenesis of the blowfly Phormia regina.* Fed. Proc. 24: 471.

— and M. L. DINAMARCA. 1966. *Free amino acids and related compounds during metamorphosis of the blowfly Phormia regina.* J. Insect Physiol. 12: 1343-1362.

LOFTFIELD, R. B. 1962. *Free amino acids as obligatory intermediates in protein synthesis. In « Amino Acid Pools »* (J. T. HOLDEN ed.) pp. 732-737. Elsevier, Amsterdam.

METAFORA, S. 1967. *Free amino acids in eggs and embryos of Bufo vulgaris, Bufo viridis and their hybrids.* Acta Embryol. Morph. exp. 9: 280-302.

MITCHELL, H. K. and J. R. SIMMONS. 1962. *Amino acids and derivatives in Drosophila. In « Amino Acid Pools »* (J. T. HOLDEN, ed.) pp. 136-146. Elsevier, Amsterdam.

MOLINARO, M. 1963. *Enzimi « amino-acidi attivanti » nelle uova di Ciona.* Accad. Naz. Lin. XXXIV.

— 1964. *Amino acid activation in Ciona ovary and developing egg.* Experientia. 20: 216.

MOORE, J. A. 1946. *Incipient intraspecific isolating mechanisms in Rana pipiens.* Genetics 31: 304-326.

PAN, S. C. and J. D. DUTCHER. 1956. *Separation of acetylated Neomycins B and C by paper chromatography.* Anal. Chem. 28: 836-838.

POLLISTER, A. W. und J. A. MOORE. 1937. *Tables for the normal development of Rana sylvatica.* Anat. Rec. 68: 489.

ROBERTS, E. and D. G. SIMONSEN. 1962. *Free amino acids in animal tissue.* In « *Amino Acid Pools* » (J. T. HOLDEN, ed.) pp. 284-349. Elsevier, Amsterdam.

RYDON, H. N. and P. W. G. SMITH. 1952. *A new method for the detection of peptides and similar compounds on paper chromatograms.* Nature. 169: 922-923.

SELMAN, G. G. and G. J. PAWSEY. 1965. *The utilization of yolk platelets by tissues of Xenopus embryos studied by a safranin staining method.* J. Embryol. exp. Morph. 14: 191-212.

SHUMWAY, W. 1940. *Stages in the normal development of Rana pipiens. I. External form.* Anat. Rec. 78: 139-147.

SPACKMAN, D. H., W. H. STEIN and S. MOORE. 1958. *Automatic recording apparatus for use in the chromatography of amino acids.* Analyt. Chem. 30: 1190-1206.

SPIEGEL, M. 1951. *A method for the removal of the jelly and vitelline membrane of the egg of Rana pipiens.* Anat. Rec. 111: 544.

STABLEFORD, L. F. 1967. *A study of Calcium in the early development of the amphibian embryo.* Dev. Biol. 16: 303-314.

TALLAN, H. H., W. H. STEIN and S. MOORE. 1954. *3-Methylhistidine a new amino acid from human urine.* J. biol. Chem. 206: 825.

— S. MOORE and W. H. STEIN. 1954. *Studies on the free amino acids and related compounds in the tissues of the cat.* J. biol. Chem. 211: 927-939.

TIMOURIAN, H. and J. UNO. 1967. *Proteinsynthesis requirements for the first two cleavages in sea urchin eggs.* Exp. Cell Res. 48: 173-176.

URBANI, E. 1962. *Comparative biochemical studies on amphibian and invertebrate development.* In « Advances in Morphogenesis » 2: 61-108.

WALLACE, R. A. 1961. *Enzymatic patterns in the developing frog embryo.* Dev. Biol. 3: 486-515.

— 1963*a*. *Studies on amphibian yolk. III. A resolution of yolk platelet components.* Biochim. Biophys. Acta. 74: 495-504.

— 1963*b*. *Studies on amphibian yolk. IV. An analysis of the main-body components of yolk platelets.* Biochim. Biophys. Acta 74: 505-518.

WILDE, C. E. 1955*a*. *The urodele neuroepithelium. I. The differentiation in vitro of the cranial neural crest.* J. exp. Zool. 130: 573-596.

WILDE, C. E. 1955*b*. *The urodele neuroepithelium. II. The relationship between phenylalanine metabolism and the differentiation of neural crest cells.* J. Morph. 97: 313-344.

— 1956. *The urodele neuroepithelium III. The presentation of phenylalanine to the neural crest by archenteron roof mesoderm.* J. exp. Zool. 133: 409-440.

ZACHARIUS, R. M. and E. A. TALLEY. 1962. *Elution behavior of naturally occurring ninhydrin-positive compounds during ion exchange chromatography.* Anal. Chem. 34: 1551-1557.

Trématodes de Batraciens de Côte d'Ivoire

par

A.-M. MAEDER

Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel, Professeur J.-G. Baer
et
Centre Suisse de Recherches Scientifiques, Adiopodoumé, Côte d'Ivoire

Avec 6 figures dans le texte

INTRODUCTION

De juillet à octobre 1967, au cours d'un séjour au Centre suisse de Recherches scientifiques d'Adiopodoumé (Côte d'Ivoire), nous avons pu récolter et disséquer quelque 200 Batraciens en vue de la recherche de parasites. Ce sont:

	Nombre total d'individus disséqués	♂	♀	juvéniles	Nombre total d'individus parasités
PIPIDAE					
Xenopus tropicalis Gray	5			5	—
BUFONIDAE					
Bufo regularis regularis Reuss	34	25	8	1	12
RANIDAE					
Dicroglossus occipitalis (Günther)	3	3			—
Hylarana albolabris albolabris (Hallowell)	2	2			1
Phrynobatrachus accraensis (Ahl)	34	8	23	3	1
Phrynobatrachus aelleni Loveridge	1	1			—
Phrynobatrachus alleni Parker	50	34	15	1	10
Phrynobatrachus calcaratus (Peters)	5		2	3	—
Phrynobatrachus cornutus annulatus Perret	1		1		—
Phrynobatrachus guineensis Guibé & Lamotte	2		2		—
Phrynobatrachus liberiensis Barbour & Loveridge	2	1		1	—
Phrynobatrachus plicatus (Günther)	6	1	5		2

	Nombre total d'individus disséqués	♂	♀	juvéniles	Nombre total d'individus parasités
Ptychadena bibroni (Hallowell)	1		1		—
Ptychadena hylaea (Schmidt & Inger)	5	4		1	3
Ptychadena longirostris (Peters)	3	2		1	1
Ptychadena maccarthyensis (Anderson)	15	5	10		1
Ptychadena oxyrhynchus (Smith)	12	8	4		4
Ptychadena superciliaris (Günther)	4	2	1	1	1
Ptychadena tournieri (Guibé & Lamotte)	1			1	1
HYPEROLIIDAE					
Afrixalus dorsalis dorsalis (Peters)	7	3	4		—
Afrixalus dorsalis d. « *Pattern 2* » Schiøtz	22	8	3	11	—
Arthroleptis sp.	6	3	3		1
Hemisus marmoratus (Peters)	1	1			—
Hyperolius concolor concolor (Hallowell)	4	2	2		1
Hyperolius guttulatus Günther	4	4			—
Hyperolius picturatus Peters	2	2			1
Hyperolius sp.	1	1			—

Ces animaux ont été capturés dans diverses régions de Côte d'Ivoire, en particulier à Bolo, dans l'ouest du pays, dans la forêt de Yapo, au nord-est, à Lamto, limite de la zone forestière équatoriale et de la savane, et dans les environs d'Abidjan et d'Adiopodoumé.

Nous avons pu inclure à notre liste *Ptychadena maccarthyensis* et *Ptychadena oxyrhynchus* grâce à l'obligeance de L.-Ph. KNOEPFFLER qui, en 1966, au cours d'une mission CNRS à Lamto, a récolté de nombreux Amphibiens.

Nos Grenouilles ont été déterminées par le professeur M. LAMOTTE du Laboratoire de zoologie de l'Ecole normale supérieure de Paris que nous remercions ici.

Les Amphibiens hébergeaient, parmi d'autres parasites (Monogènes *Polystomatidae* et Cestodes dont l'étude est en cours), 5 genres de Trématodes Digènes: *Haematoloechus (Ostiolum) dollfusinus* Odening, 1958, localisé dans les poumons, *Halipegus phrynobatrachi* sp. n., dans l'estomac, *Mesocoelium monodi* Dollfus, 1929 et *Haplometroides eburnense* sp. n., dans l'intestin, et enfin *Opisthodiscus sp.*, dans le rectum.

Haematoloechus (Ostiolum) dollfusinus ODENING, 1958
(Fig. 1)

Hôte: *Ptychadena hylaea* juv. (Schmidt & Inger)
Habitat: Poumon
Localité: Téké (Côte d'Ivoire)
Matériel: 1 exemplaire

Description :

Ce ver a un corps allongé et aplati dorso-ventralement. Il mesure 7-8 mm de long (la partie postérieure du corps a malheureusement été sectionnée) et 1,5 mm de large. La cuticule est lisse. La ventouse buccale mesure 460 μ sur 403 μ et la ventouse ventrale, située sur le bord antérieur de l'ovaire, a un diamètre de 288 μ. Le rapport des ventouses est égal à 5: 3.

Le pharynx mesure 230 μ sur 219 μ, et l'œsophage 180 μ de long; les 2 cæca intestinaux, longs, se terminent près de l'extrémité postérieure du corps. Les 2 testicules sont disposés en diagonale en arrière de l'ovaire. Ils sont de forme régulière, ovale, allongée dans le sens de l'axe du corps. Le testicule antérieur mesure 874 μ sur 350 μ et le testicule postérieur 851 μ sur 425 μ. Les canaux déférents prennent naissance à l'avant des testicules et se réunissent dans la vésicule séminale. La poche du cirre, sinueuse, (2,66 mm sur 0,095 mm), s'étend de la région antérieure à l'acétabulum jusqu'au niveau du pharynx, où se trouve le pore génital.

L'ovaire, situé au milieu du corps, est formé de 5 lobes. Il mesure 1,03 mm sur 0,345 mm. Le réceptacle séminal, de 863 μ sur 360 μ est ovale, situé sur le bord gauche de l'ovaire.

Les vitellogènes (100-175 μ sur 66-120 μ) sont organisés en rosettes, nombreuses dans la première moitié du corps, plus clairsemées dans la deuxième moitié, se limitant à 2 ou 3 groupes dans la région postérieure.

L'utérus comprend une branche descendante et une branche ascendante formant toutes deux de nombreuses boucles. Il n'existe pas de boucles utérines longitudinales extra-cæcales.

Les œufs sont blanc jaunâtre dans la branche descendante et brun foncé dans la branche ascendante. Ils mesurent 23,5-28 μ sur 14,1-18,8 μ.

Discussion :

Tous les caractères décrits ci-dessus nous indiquent que ce Digène appartient à la famille des *Haematoloechidae* Odening, 1964. Voici la liste des *Haematoloechidae* africains:

Haematoloechus sp. chez *Rana fuscigula* (Duméril & Bibron), signalé en Afrique du Sud par Grobbelaar (1922).

Haematoloechus variegatus (Rudolphi, 1819) chez *Rana sp.*, signalé à Kouroussa (Haute-Guinée) par Joyeux & Baer (1928).

et chez *Rana ridibunda* (Pallas), signalé au Maroc par Joyeux & Gaud (1945).

Haematoloechus exoterorchis Rees, 1964 chez *Rana occipitalis* (Günther) au Ghana-Sud.

Haematoloechus micrurus Rees, 1964 chez *Rana occipitalis* (Günther) au Ghana-Sud.

Haematoloechus darcheni Combes & Knoepffler, 1967 chez *Conraua crassipes* (Buchholz & Peters) à Makokou au Gabon.

Haematoloechus (Ostiolum)[1] *dollfusinus* Odening, 1958 chez *Rana mascareniensis* (Duméril & Bibron) à Sakania au Congo-Léopoldville, décrit par Dollfus (1950) sous le nom de *Haematoloechus variegatus*, et renommé par Odening (1958).

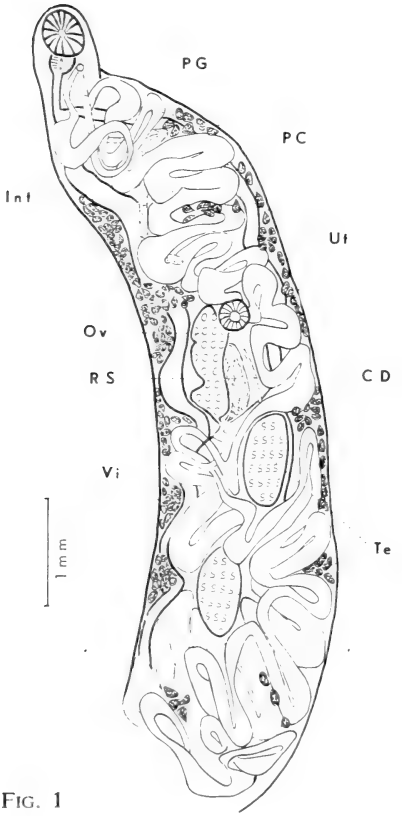


Fig. 1

Haematoloechus (Ostiolum) dollfusinus Odening, 1958

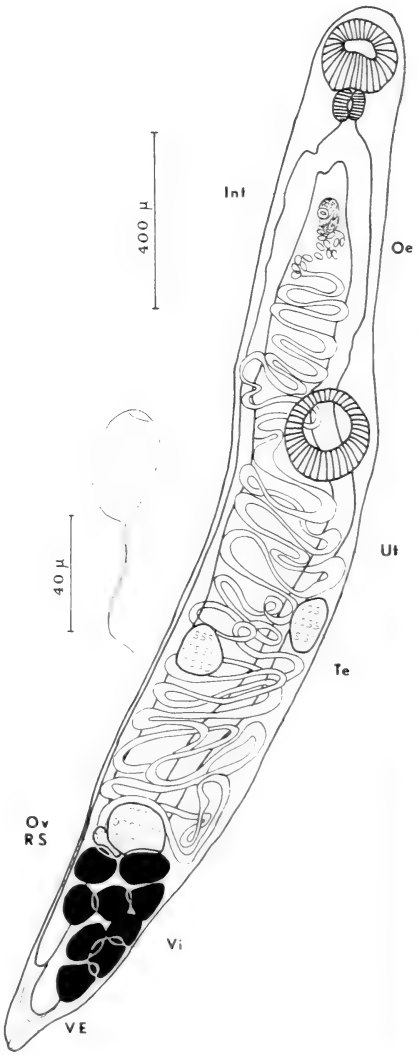


Fig. 2

Halipegus phrynobatrachi sp. n. et un œuf

[1] Odening (1958) subdivise le genre *Haematoloechus* Looss, 1899 en 4 sous-genres: *Haematoloechus* (Looss, 1899) Mehra, 1937, *Anomolecithus* Odening, 1958, *Skrjabinoeces* (Sudarikov, 1950) et *Ostiolum* (Pratt, 1903) Mehra, 1937, ce dernier se différenciant des 3 autres sous-genres par l'absence de boucles utérines longitudinales extra-caecales.

Notre ver diffère de *H. variegatus*, *H. exoterorchis*, *H. micrurus* et *H. darcheni* essentiellement par l'absence de boucles utérines longitudinales extra-cæcales. Cependant, il possède de grandes affinités avec *H. (O.) dollfusinus* par l'absence de boucles utérines longitudinales extra-cæcales, l'ovaire lobé, la position et la forme des testicules, la longueur de la poche du cirre et les dimensions des œufs. Il n'en diffère que par sa plus petite taille (ce qui est explicable puisqu'il se trouvait dans un des poumons d'une grenouille juvénile), son réceptacle séminal plus petit et une plus grande extension des follicules vitellogènes. Ces différences ne nous empêchent pas de l'identifier comme étant *H. (O.) dollfusinus*.

Halipegus phrynobatrachi sp. n.
(Fig. 2)

Hôte: *Phrynobatrachus alleni* Parker
Habitat: Estomac
Localité: Bolo (Côte d'Ivoire)
Matériel: 7 *Phrynobatrachus* parasités par 1 seul ver, 1 parasité par 2 vers et 1 parasité par 3 vers.

Description :

Les parasites trouvés dans l'estomac de quelques *Phrynobatrachus alleni* seulement (7 ♂ et 2 ♀) mesurent en moyenne 2,5 mm de long et 0,360 mm de large au niveau de la ventouse ventrale. A la ventouse buccale, d'environ 200 μ de diamètre, fait suite un court pharynx, de 65 μ de long et 75 μ de large. Il n'y a pas de prépharynx. Un court œsophage conduit à l'intestin, toujours un peu replié et contracté dans sa portion antérieure. Les 2 caeca s'étendent jusqu'à l'extrémité postérieure de l'animal.

La ventouse ventrale est située dans le deuxième tiers de l'animal; elle est un peu plus volumineuse que la ventouse buccale et mesure 200-240 μ de diamètre.

L'appareil génital mâle est formé de 2 testicules disposés légèrement en biais l'un par rapport à l'autre. Le testicule gauche, de 132 μ de long et 89 μ de large se trouve à peu près à la moitié de la longueur du corps de l'animal. Le testicule droit, un peu en arrière, mesure 127 μ sur 113 μ. La poche du cirre est ovale (85 μ sur 65 μ) et contient une vésicule séminale de forme difficilement identifiable, vu le nombre restreint de vers. L'ovaire, de 141 μ de long et 170 μ de large est localisé dans la région postérieure de l'animal au niveau des vitellogènes. Un petit réceptacle séminal (105 μ sur 55 μ) est situé entre l'ovaire et les glandes vitellogènes. Ces dernières, formées de 9 follicules de 106,5 μ de long et 100,5 μ de large en moyenne, remplissent l'extrémité postérieure de l'animal. L'utérus, à branche

ascendante seulement, forme de nombreuses boucles jusqu'au pore génital, situé en arrière de la bifurcation de l'intestin. Les œufs, jaunes, mesurent 33-40 μ sur 23-28 μ et possèdent un filament polaire d'environ 50 μ de long.

Discussion :

Ce Trématode, quoique trouvé dans l'estomac de Batraciens et non sous la langue ou dans la cavité bucco-pharyngée comme pour la plupart des espèces décrites, appartient à la famille des *Halipegidae* Poche, 1925. Les *Halipegidae* signalés en Afrique jusqu'à ce jour sont:

Halipegus ovocaudatus (Vulpian, 1858) Looss, 1899 signalé par GROBBELAAR (1922) chez *Rana fuscigula* Duméril & Bibron en Afrique du Sud.

Halipegus sp. Porter, 1938 chez *Bufo regularis* Reuss en Afrique du Sud et considéré comme synonyme de *H. ovocaudatus* par FISCHTHAL & THOMAS (1968).

Halipegus africanus Dollfus, 1950 chez *Rana mascareniensis* (Duméril & Bibron) au Congo Belge.

Halipegus insularis Capron, Deblock & Brygoo, 1961 chez *Chamaeleo sp.*, *Rana mascareniensis* (Duméril & Bibron) et chez *Rhacophorus goudoti* (Tschudi) à Madagascar.

Halipegus rodhaini (Vercammen-Grandjean, 1960)
syn. *Dollfuschella rodhaini* Vercammen-Grandjean, 1960
syn. *Halipegus rhodesiensis* Beverley-Burton, 1963.
chez *Xenopus laevis victorianus* Ahl au Lac Kivu
et chez *Xenopus laevis* (Daudin) en Rhodésie.

Halipegus ghanensis Fischthal & Thomas, 1968 chez *Chamaeleo gracilis* Hallowell au Ghana.

Parmi les espèces que nous venons de citer, la nôtre se distingue de:

H. ovocaudatus par la forme ovale des vitellogènes, leur disposition en 1 seul groupe et les dimensions plus petites des œufs et de leurs filaments.

H. africanus par sa taille et ses œufs plus petits et par ses vitellogènes ovales et disposés en 1 seul groupe remplissant l'extrémité postérieure du corps.

H. insularis par la position des testicules et les dimensions plus petites des œufs et de leurs filaments.

H. rodhaini par le rapport des ventouses, la forme et la disposition des vitellogènes et les dimensions plus petites des œufs et de leurs filaments.

H. ghanensis par le rapport des ventouses, les dimensions plus petites des œufs et de leurs filaments.

Parmi l'ensemble des espèces citées ci-dessus, le parasite de *Phrynobatrachus alleni* n'est identifiable à aucune. Nous considérons ce Digène comme une espèce non décrite, pour laquelle nous proposons le nom de *Halipegus phrynobatrachi* sp. n.

Mesocoelium monodi Dollfus, 1929.
(Fig. 3)

Hôtes: *Bufo regularis regularis* Reuss, *Hylarana albolabris albolabris* (Hallowell), *Ptychadena sp.*, *Arthroleptis sp.* et *Hyperolius sp.*

Habitat: intestin

Localités: Abidjan et environs, Mopoyem, Lamto, Téké et Yapo (Côte d'Ivoire)

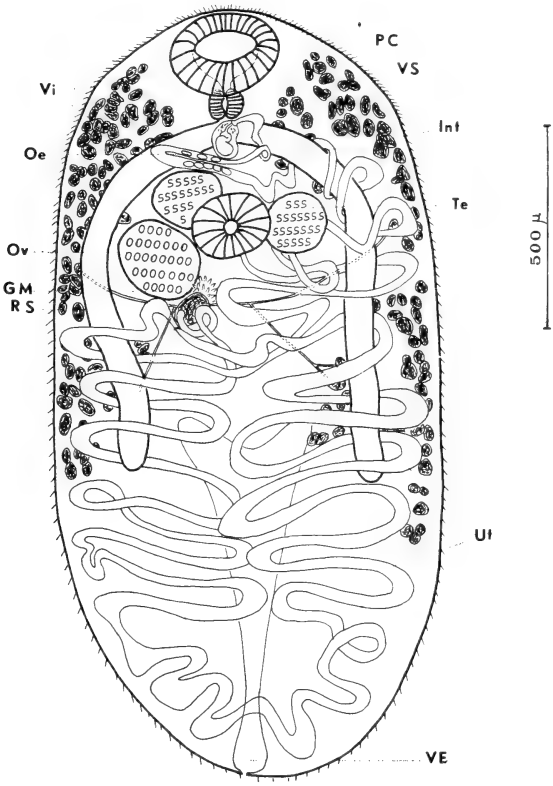


FIG. 3

Mesocoelium monodi Dollfus, 1929

Ce Trématode a déjà été récolté chez des Amphibiens et Reptiles dans diverses régions du Continent africain, y compris à Madagascar.

Voici la liste des hôtes avec leur répartition géographique et l'habitat du parasite, que nous complétons en y intégrant notre récolte de Côte d'Ivoire:

Hôtes	Répartition	Habitats	Auteurs
Bufo regularis reg. Reuss	Libéria	intestin	Szidat, 1932
Rana mascareniensis Dum. & Bibron	»	»	»
Agama colonorum Daud.	»	»	»
Agama planiceps Peters	»	»	»
Lygosoma fernandi Bust.	»	»	»
Mabuya maculilabris Müller	»	»	»
	Côte d'Ivoire:		
Bufo regularis reg. Reuss	Abadjin-Kouté	intestin	présent travail
	Niangon-Adjamé	»	»
	Adiopodoumé	»	»
	Téké	»	»
	Akoupé	»	»
	Mopoyem	»	»
Hylarana albolabris alb. (Hallowell)	Yapo	»	»
Ptychadena hylaea (Schmidt & Inger)	Cocody	»	»
Ptychadena maccarthyensis (Anderson)	Lamto	»	»
Ptychadena oxyrhynchus (Smith)	Lamto	»	»
Ptychadena superciliaris (Günther)	Cocody	»	»
Ptychadena tournieri (Guibé & Lamotte)	Téké	»	»
Arthroleptis sp.	Yapo	»	»
Hyperolius concolor conc. (Hallowell)	Téké	»	»
Hyperolius picturatus Peters	Téké	»	»
Agama agama (L.)	Ghana	estomac, duodenum, intestin grêle	Thomas, 1965 a)
Bufo camerunensis cam. Parker	»	intestin grêle	Fischthal &
Bufo regularis reg. Reuss	»	»	Thomas, 1968
Conraua crassipes alleni (Barbour & Loveridge)	»	»	»
Dicroglossus occipitalis (Günther)	»	»	»
Hylarana albolabris alb. (Hallowell)	»	»	»
Phrynobatrachus sp.	»	»	»
Ptychadena aequiplicata (Werner)	»	»	»
Rana galamensis Dum. & Bibron	»	»	»
Hyperolius concolor conc. (Hallowell)	»	»	»
Phrynomerus microps (Peters)	»	»	»
Mabuya perrotetii (Dum. & Bibr.)	»	»	»
Chamaeleo gracilis Hallowell	»	»	»
Varanus niloticus (L.)	»	»	»
Chamaeleo gracilis Hallowell	Cameroun	intestin	Dollfus, 1929
Chamaeleo oustaleti Mocquard	Madagascar	intestin (sf rectum)	Capron & al. 1961
Chamaeleo pardalis Cuvier	»	»	»

A la liste des Amphibiens déjà connus hébergeant *Mesocoelium monodi* s'ajoutent 7 hôtes nouveaux: *Ptychadena hylaea, maccarthyensis, oxyrhynchus, superciliaris* et *tournieri, Arthroleptis sp.* et *Hyperolius picturatus. Mesocoelium monodi* ne paraît pas exiger une grande spécificité parasitaire puisqu'il habite

indifféremment l'intestin de Reptiles et de plusieurs genres et espèces d'Amphibiens.

Haplometroides eburnense sp. n.
(Fig. 4)

Hôtes: *Phrynobatrachus sp.* et *Ptychadena longirostris* (Peters)
Habitat: Intestin
Localités: Banco, Yapo, Bolo (Côte d'Ivoire)
Matériel: 14 exemplaires

Ce ver a été trouvé dans l'intestin de 3 espèces de *Phrynobatrachus* et chez une *Ptychadena* dans 3 localités différentes de Côte d'Ivoire:

Hôtes		Localités
Phrynobatrachus alleni Parker	♀	Yapo
Phrynobatrachus liberiensis Barbour & Loveridge	♂	Yapo
Phrynobatrachus plicatus (Günther)	♂	Yapo
Phrynobatrachus plicatus (Günther)	♀	Banco
Ptychadena longirostris (Peters)	♂	Bolo

Deux Grenouilles hébergeaient 1 seul parasite, 2 en hébergeaient 2 et 1 en hébergeait 8.

Description:

Notre Digène, à cuticule épineuse, mesure en moyenne 1,5 mm de long et 0,49 mm de large au milieu du corps. La ventouse orale mesure 132 μ sur 141 μ et la ventouse ventrale, située un peu en-dessus de la moitié de la longueur totale, 145 μ sur 145 μ. Le pharynx, de 75 μ sur 55 μ se poursuit par un long œsophage (125 μ). Les 2 cæca intestinaux atteignent les 2/3 du corps de l'animal. L'appareil génital mâle est constitué de 2 testicules ovales, situés en arrière des cæca; le testicule gauche mesure 150 μ sur 103 μ et le droit, 165 μ sur 90 μ. La poche du cirre (95-140 μ sur 40-50 μ) n'atteint pas l'extrémité postérieure de la ventouse ventrale et s'ouvre légèrement en-dessus de cette dernière. La vésicule séminale, ainsi que le cirre sont sinueux; leur forme exacte est difficile à observer sur nos préparations. L'ovaire, volumineux, (140 μ sur 145 μ) se trouve sur le bord inférieur gauche de la ventouse ventrale. Le réceptacle séminal (60-95 μ sur 50 μ) se trouve en arrière de l'ovaire, ainsi que la glande de Mehlis. Les follicules vitellogènes (38-50 μ sur 28-35 μ, pouvant atteindre 70 μ sur 55 μ) sont répartis sur tout le corps, à partir du pharynx jusqu'à l'extrémité postérieure.

L'utérus, à branches descendante et ascendante, forme quelques boucles qui ne dépassent pas l'espace compris entre les cæca, ni le bord extérieur des testicules.

Les œufs mesurent 47-51 μ sur 23-28 μ.

La vésicule excrétrice est en Y.

Discussion :

La morphologie de notre ver correspond à celle de *Haplometroides* Odhner, 1911 par sa cuticule épineuse, ses branches intestinales relativement courtes (n'atteignant jamais l'extrémité postérieure du corps), la présence d'un réceptacle séminal, la position de la poche du cirre s'étendant sur le côté de la ventouse ventrale sans atteindre son bord postérieur, le pore génital au même niveau que le bord antérieur de l'acétabulum, la position de l'ovaire, les boucles utérines passant entre les testicules et atteignant l'extrémité postérieure du corps avant de remonter jusqu'au pore génital, la vésicule excrétrice en Y.

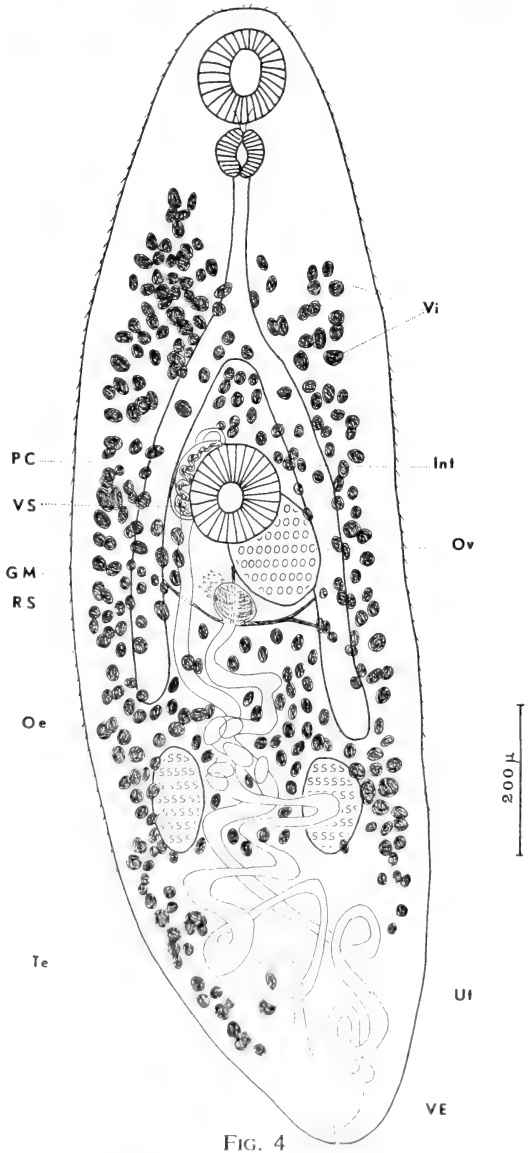


FIG. 4

Haplometroides eburnense sp. n.

Il n'en diffère que par la position des testicules en arrière des caeca intestinaux et l'extension des vitellogènes jusqu'à l'extrémité postérieure du corps.

Nous pensons que ces 2 caractères ne sont pas déterminants: en effet, les testicules pourraient se trouver compris entre les cæca intestinaux si ces derniers étaient un peu plus longs et l'extension des vitellogènes est souvent variable d'une espèce à l'autre. Nous identifions donc notre Digène comme étant un *Haplometroides* Odhner, 1911. Les espèces décrites jusqu'à ce jour sont:

H. buccicola Odhner, 1911 dans la bouche d'un serpent Sud-Américain

H. rappiae Szidat, 1932 chez *Rappia concolor* Hallowell au Libéria. FISCHTHAL & THOMAS (1968) l'ont signalé chez des Batraciens du Ghana sous le nom

de *Ostioloides rappiae* (Szidat, 1932) Odening, 1960. Le genre *Ostioloides* a été créé par ODENING (1960): il se différencie de *Haplometroides* par son pore génital extra-cæcal.

Notre espèce diffère de *H. buccicola* essentiellement par la position des testicules, l'extension plus grande des vitellogènes, les dimensions des œufs, l'hôte et la distribution géographique. Elle diffère de *Ostioloides rappiae* par la position du pore génital (situé en arrière de la bifurcation de l'intestin), la position des testicules en arrière des cæca, les œufs plus grands.

Nous pensons qu'ici encore il s'agit d'une espèce nouvelle pour laquelle nous proposons le nom de *Haplometroides eburnense* sp. n.

Opisthodiscus sp.
(Fig. 5)

Hôte: *Phrynobatrachus accraensis* (Ahl) ♀
Habitat: Rectum
Localité: Lamto (Côte d'Ivoire)
Matériel: 1 exemplaire

Description :

Ce Digène mesure 1,78 mm de long et 0,690 mm de large au-dessus de la ventouse postérieure. La ventouse buccale, avec ses diverticules pharyngiens, mesure 390 μ sur 300 μ. Il y a un long œsophage de 190 μ terminé par un bulbe œsophagien mesurant 180 μ sur 160 μ. Les cæca intestinaux s'arrêtent un peu en arrière de la ventouse postérieure. Cette dernière est volumineuse (625 μ sur 770 μ) et contient une petite ventouse centrale de 188 μ sur 115 μ.

L'appareil génital mâle est constitué de 2 testicules, l'un situé au niveau de l'ovaire, l'autre en arrière. Le testicule postérieur mesure 140 μ sur 150 μ et le testicule antérieur 120 μ sur 125 μ. La vésicule séminale s'étend de la bifurcation intestinale jusqu'au niveau du bulbe œsophagien. L'ovaire, de 115 μ sur 85 μ se trouve sur le bord antérieur de l'acétabulum. De grands œufs (115-138 μ sur 57,5-69 μ) remplissent l'espace compris entre les cæca intestinaux.

Nous ne voyons pas le pore génital, mais nous observons une portion de l'utérus de la région postérieure à la bifurcation intestinale jusqu'en arrière du bulbe œsophagien.

Les vitellogènes (60-85 μ sur 38-52 μ) sont latéraux, des 2 côtés de l'œsophage et des cæca intestinaux, puis s'étendent postérieurement vers la ligne médiane. Quelques rares follicules sont situés dans l'espace limité par les cæca.

Discussion :

La présence de 2 testicules permet de situer ce ver dans les genres *Opisthodiscus* Cohn, 1904 ou *Megalodiscus* Chandler, 1923.

Odening (1959) différencie ces 2 genres par les caractères suivants:

chez *Opisthodiscus*, les testicules sont situés plutôt en arrière, au même niveau que l'ovaire, et le pore génital se trouve près du pharynx ou entre le pharynx et la bifurcation de l'intestin.

chez *Megalodiscus*, les testicules sont situés plutôt en avant du corps et le pore génital au niveau de la bifurcation de l'intestin.

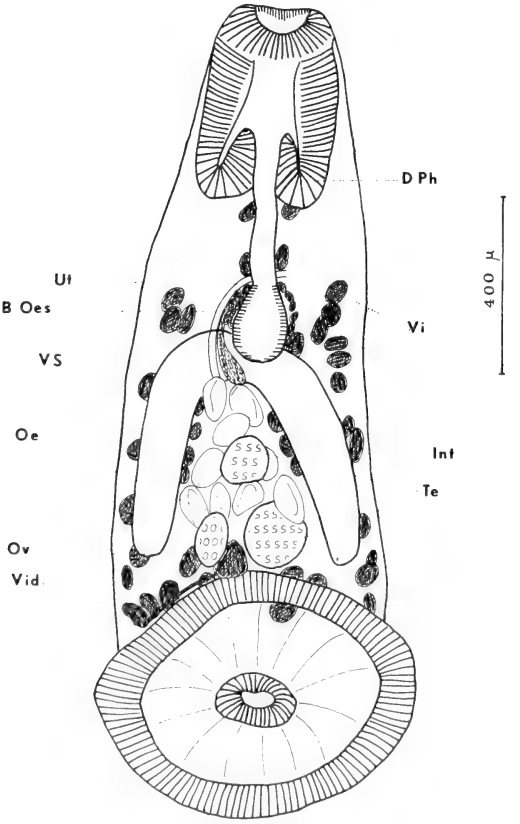


Fig. 5

Opisthodiscus sp.

Toutefois chez *Opisthodiscus diplodiscoides* Cohn, 1904, décrit au Maroc par Dollfus (1951 et 1964), le pore génital est au niveau de la bifurcation de l'intestin. Avec Odening (1959) nous doutons que cet exemplaire soit véritablement un *Opisthodiscus*.

La principale différence entre *Opisthodiscus* et *Megalodiscus* étant la position du pore génital, que nous ne voyons pas, il nous est difficile de trancher. Cependant, nous avons remarqué que dans toutes les espèces de *Megalodiscus* décrites jusqu'à ce jour il n'y a jamais de vitellogènes en avant de la bifurcation intestinale. Dans notre exemplaire, les vitellogènes s'étendent jusqu'au niveau des diverticules pharyngiens et nous pensons qu'il s'agit d'un *Opisthodiscus*. Nous ne pouvons pas déterminer l'espèce, faute de matériel, et nommons provisoirement notre ver *Opisthodiscus sp.* en attendant d'avoir davantage d'exemplaires.

Conclusion

La Côte d'Ivoire est relativement pauvre en Trématodes de Batraciens. En effet, sur les 220 Amphibiens examinés appartenant à 27 espèces différentes, 41 seulement appartenant à 15 espèces différentes se sont montrés porteurs de Digènes. Ceci est peut-être dû au fait que les Mollusques, hôtes intermédiaires indispensables, y sont rares.

Nous indiquons la répartition géographique de nos Digènes sur la carte de la région de Côte d'Ivoire où nous les avons récoltés. (Fig. 6).

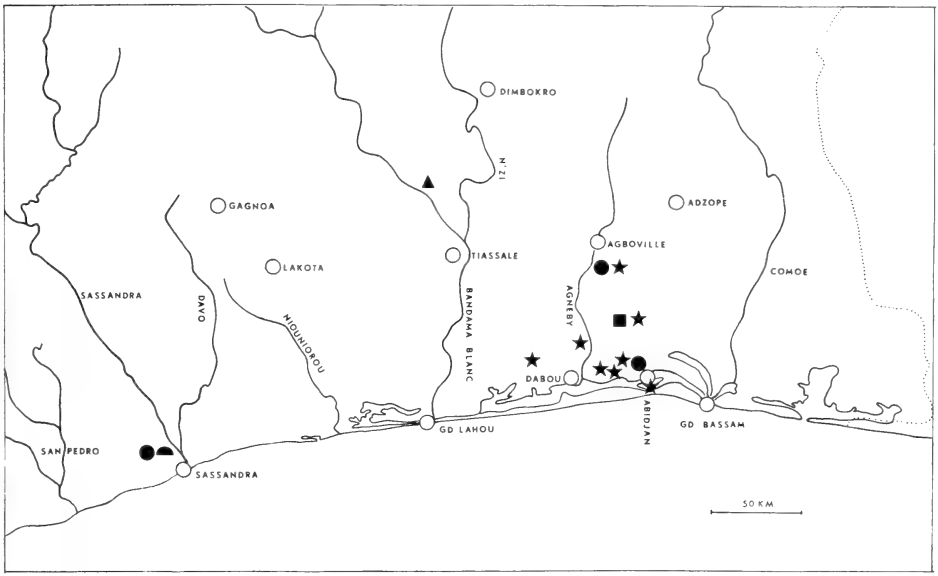


Fig. 6

Carte indiquant les points où ont été trouvés les Digènes en Côte d'Ivoire:

■ *H. (Ostiolum) dollfusinus*
◓ *Halipegus phrynobatrachi*
★ *Mesocoelium monodi*
● *Haplometroides eburnense*
▲ *Opisthodiscus sp.*

Nous avons été étonnée de ne jamais trouver plus d'un genre de Trématodes par Batracien. Les parasites ne choisissent pas pour autant un hôte spécifique puisque *Phrynobatrachus alleni* par exemple, peut héberger soit *Halipegus phrynobatrachi*, soit *Haplometroides eburnense*.

D'autre part, on peut trouver un même parasite chez plusieurs hôtes fort différents, comme par exemple *Mesocoelium monodi*.

Cependant, *Halipegus phrynobatrachi* n'a été trouvé que chez une seule espèce de Grenouille et dans une seule localité. Il serait intéressant de poursuivre la

recherche de ce parasite dans d'autres régions et de voir si *Phrynobatrachus alleni* est véritablement un hôte spécifique.

Les Grenouilles n'étaient généralement que peu parasitées: dans la plupart des cas, elles n'hébergeaient qu'un, deux, voire trois vers. Seuls les *Mesocoelium monodi* étaient plus nombreux et nous avons compté plus de 15 vers dans l'intestin de plusieurs Grenouilles.

Remerciements

Nous tenons à remercier le Professeur J.-G. Baer qui nous a suggéré de faire ce séjour en Côte d'Ivoire afin de récolter le matériel nécessaire à ce travail, et nous a fourni son aide précieuse.

Nos vifs remerciements s'adressent aussi à Monsieur et Madame Pierre Hunkeler, directeur au Centre suisse d'Adiopodoumé, qui nous ont accueillie durant notre séjour et ont contribué à la récolte des Batraciens.

Résumé

Quelque 200 Amphibiens de Côte d'Ivoire ont été disséqués en vue de la recherche de parasites intestinaux, pulmonaires et vésicaux. Parmi les 5 genres de Trématodes trouvés, il y avait 2 espèces nouvelles: *Halipegus phrynobatrachi*, dans l'estomac de *Phrynobatrachus alleni* et *Haplometroides eburnense* chez *Phrynobatrachus alleni*, *liberiensis* et *plicatus* et chez *Ptychadena longirostris*.

Zusammenfassung

Es wurden etwa 200 Amphibien von der Elfenbeinküste seziert und auf Parasiten des Eingeweidetraktes, der Lungen und der Harnblase untersucht. Unter den 5 aufgefundenen Gattungen von Trematoden befanden sich 2 neue Arten: *Halipegus phrynobatrachi* im Magen von *Phrynobatrachus alleni* und *Haplometroides eburnense* bei *Phrynobatrachus alleni*, *liberiensis* und *plicatus* und bei *Ptychadena longirostris*.

Summary

200 Amphibians from the Ivory Coast were dissected for parasitic Trematodes of the digestive tract, the lungs and the bladder. Five genera were found, with 2 new species: *Halipegus phrynobatrachi* in the stomach of *Phrynobatrachus alleni* and *Haplometroides eburnense* in *Phrynobatrachus alleni*, *liberiensis* and *plicatus* and in *Ptychadena longirostris*.

BIBLIOGRAPHIE

BEVERLEY-BURTON, M. 1963. *Some digenetic Trematodes from Amphibians and Reptiles in Southern Rhodesia including two new species and a new genus : Sarumitrema hystatorchis n. gen., n. sp. (Plagiorchiidae) and Halipegus rhodesiensis n. sp. (Halipegidae).* Proc. Helminth. Soc. Washington 30 (1): 49-59.

CAPRON, A., S. DEBLOCK et E. R. BRYGOO. 1961. *Miscellanea helminthologica madagascariensis. Trématodes de Caméléons de Madagascar.* Arch. Inst. Pasteur, Madagascar, 29: 1-71.

CHANDLER, A. C. 1923. *Three new Trematodes from Amphiuma means.* Proc. United States National Museum 63 (3): 1-7.

COHN, L. 1904. *Helminthologische Mitteilung II.* Arch. Naturg. 70 (1): 229-52.

COMBES, Cl. et L.-Ph. KNOEPFFLER. 1967. *Parasites d'Amphibiens du Gabon. Haematoloechidae (Digenea).* Biologica Gabonica 3 (2): 141-45.

DOLLFUS, R.-Ph. 1929. *Contribution à l'Etude de la Faune du Cameroun par Th. Monod (fasc. 2) Helmintha I Trematoda et Acanthocephala.* Faune des Colonies françaises 3 (2): 73-114.

— 1950. *Trématodes récoltés au Congo Belge par le Professeur Paul Brien (mai-août 1937).* Ann. Mus. Roy. Congo Belge, C. Zool. Sér. V, 1 (1): 1-136.

— 1951. *Miscellanea Helminthologica Maroccana I. Quelques Trématodes, Cestodes et Acanthocéphales.* Arch. Inst. Pasteur Maroc 4 (3): 104-229.

— 1964. *Miscellanea Helminthologica Maroccana XXXIX Trématodes digénétiques d'un Zamenis (Ophidien) et d'une Rana (Batracien).* Bull. Inst. Hyg. Maroc (N. S.) 3: 47-53.

FISCHTHAL, J. H., et J. D. THOMAS. 1968. *Digenetic Trematodes of Amphibians and Reptiles from Ghana.* Proc. Helminth. Soc. Washington, 35 (1): 1-15.

GROBBELAAR, C. S. 1922. *On South African Paramphistomidae (Fisch.). II Some Trematodes in South African Anura and the relationships and distribution of the hosts.* Trans. Roy. Soc. S. Africa, 10: 181-200.

JOYEUX, Ch. et J.-G. BAER. 1928. *Recherches sur les Helminthes de l'Afrique Occidentale Française.* Coll. Soc. Path. Exot. Paris, Monogr. 2 (JOYEUX, GENDRE et BAER), 9-15.

— et J. GAUD. 1945. *Recherches helminthologiques marocaines.* Arch. Inst. Pasteur, Maroc, 3 (4): 111-43.

ODENING, K. 1958. *Zur Systematik von Haematoloechus.* Mitt. Zool. Mus. Berlin, 34 (1): 63-108.

— 1959. *Über die Diplodiscidae der einheimischen Frösche (Trematoda, Paramphistomata).* Z. f. Parasitenkunde 19: 54-66.

— 1960. *Trematoda, Digenea. Plagiorchiidae III (Haematoloechinae) und Omphalometridae.* Das Tierreich 75: 1-77., Berlin.

— 1964. *Zur Taxinomie der Trematodenunterordnung Plagiorchata.* Mon. Deutsch. Akad. Wiss. Berl. 6. (3): 191-98.

ODHNER, Th. 1911. *Nordostafrikanische Trematoden.* Res. Swed. Zool. Exp. to Egypt and White Nile 1901, 4: 1-165.

PORTER, A. 1938. *The larval Trematoda found in certain South African Mollusca with special reference to schistosomiasis (Bilharziasis).* Publ. S. Afric. Inst. Med. Res. 8: 429 p.

REES, G. 1964. *Two new species of the genus Haematoloechus. (Digenea : Plagiorchiidae) from Rana occipitalis (Günther) in Ghana.* Parasitology 54: 345-68.

SZIDAT, L. 1932. *Parasiten aus Liberia und Französisch-Guinea. II Teil : Trematoden.* Z. f. Parasitenkunde, 4 (3): 506-21.

THOMAS, J. D. 1965. *Studies on some aspects of the ecology of Mesocoelium monodi, a Trematode parasite of Reptiles and Amphibians.* Proc. Zool. Soc. London, 145: 471-94.

VERCAMMEN-GRANDJEAN, P. H. 1960. *Les Trématodes du Lac Kivu Sud (Vermes).* Ann. Mus. Roy. Afr. Centrale, Tervuren. N^lle série in-4° Sc. Zool. 5: 1-171.

Abréviations utilisées dans les figures 1-5:

B Oes	Bulbe oesophagien
CD	Canal déférent
D Ph	Diverticule pharyngien
GM	Glande de Mehlis
Int	Intestin
Oe	Oeuf
Ov	Ovaire
PC	Poche du cirre
PG	Pore génital
RS	Réceptacle séminal
Te	Testicule
Ut	Utérus
VE	Vésicule excrétrice
Vi	Vitellogène
Vid	Vitelloducte
VS	Vésicule séminale

Tome 76, nº 47 — Décembre 1969

Zum embryonalen und postembryonalen Dotterabbau des Flusskrebses *(Astacus; Crustacea malacostraca, Decapoda)* [1]

von

Pio FIORONI

Zoologische Anstalt der Universität Basel

Mit 11 Abbildungen

INHALT

EINLEITUNG 920
1. Zur Embryonalentwicklung von *Astacus* 921
2. Der Bau des Darmtraktes und der „Dotterorgane" im Schlüpfzustand von *Astacus* 923
1). Der Darmtrakt 923
2). Die sekundären Dotterpyramiden 925
3). Die sekundären Dotterzellen 932
3. Zum Dotterabbau in der Ontogenese von *Astacus* 939
4. Diskussion 940
ZUSAMMENFASSUNG 943
RÉSUMÉ 943
SUMMARY 944
VERZEICHNIS DER ABKÜRZUNGEN IN DEN ABBILDUNGEN 944
LITERATURVERZEICHNIS 945

[1] ausgeführt mit Mitteln des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

EINLEITUNG

Seit langem gilt die Ontogenese der entodermalen Darmteile des Flusskrebses (*Astacus*) als ein für die decapoden Krebse typischer Entwicklungsmodus. Manche in letzter Zeit entstandene Arbeiten haben aber gezeigt, dass die Mehrzahl der höheren Krebse besondere Dotterzellen, sog. Vitellophagen, besitzen (vgl. die Übersicht bei FIORONI). Demnach muss unseres Erachtens die auf sekundären Dotterpyramiden beruhende Entwicklung von *Astacus* als abgeleiteter Sonderfall gewertet werden.

Die Entwicklung des Flusskrebses ist von verschiedenen Autoren untersucht worden. Zu den die Gesamtentwicklung meist auch histologisch analysierenden Arbeiten von RATHKE (1829), LEREBOULLET (1862), BOBRETZKY (1873) und vor allem REICHENBACH (1886) werden in einigen weiteren Studien von REICHENBACH (1877), SCHIMKEWITSCH (1885, 1886), MORIN (1886) und FULINSKY (1908) Detailfragen, die besonders die Genese des „sekundären Mesoderms" betreffen (vgl. pg 941), behandelt. Der Ausgestaltung der äusseren Körperformen gilt die ausführliche Arbeit von ZEHNDER (1934), während Biologie und Morphologie der Postembryonalentwicklung durch BAUMANN (1932) und BIEBER (1940) dargestellt worden sind.

Die einzige ausführliche Schilderung der Embryonalentwicklung bietet REICHENBACH (1886); unter Verzicht auf eine detaillierte Analyse der Histogenese werden besonders die topographischen Veränderungen im Laufe der Ontogenese dargestellt. Die für unsere Problemstellung speziell wichtigen späten Embryonal- und frühen Postembryonalstadien bleiben hingegen durch REICHENBACH wenig oder nicht berücksichtigt.

Wie bei vielen anderen Crustaceen hat auch bei *Astacus* bisher keine eingehende Prüfung der Frage des Dotterabbaues stattgefunden. Im Rahmen von auch auf andere Ontogenesetypen der Krebse ausgerichteten Untersuchungen wird hier deshalb versucht, nach einer kurzen Orientierung über den Ablauf der Gesamtentwicklung den Abbau der sekundären Dotterpyramiden von *Astacus* genauer zu analysieren.

Es standen uns neben Schnittserien durch diverse Embryonalstadien in allen Orientierungsebenen liegende Schnittreihen (sagittal, frontal, quer) durch Junglarven (erster postembryonaler Tag), sowie durch postembryonale Stadien bis zum 10. Tag zur Verfügung. Folgende Methoden wurden angewendet:

Fixierung: meistens wässeriger Bouin

Einbettung: via Isopropylalkohol-Paraffin- Gemische (mit drei Zwischenstufen)

Färbung: Haemalaun mit Benzopurpurin-, Eosin- und Orange G — Gegenfärbung, Azan, PAS, Millot, Prenant

Mikrophotos: Zeiss Standard WL — Forschungsmikroskop mit Lichtmessgerät II

Zeichnungen: Schnittprojektionen mit Hilfe des Mikroansatzes zum Leitz Prado

Herrn Professor A. Portmann bin ich für seine stetige Anteilnahme an meinen Arbeiten verbunden. Den Laborantinnen Verena Maria von Boletzky-Lötscher und Elisabeth Banderet bin ich für ihre technische Mitarbeit zu Dank verpflichtet. Schliesslich verdanke ich Herrn cand. phil. Heinz Fruttiger mehrere, anlässlich eines zoologischen Praktikums durch ihn hergestellte Schnittserien, die mitverwertet werden konnten.

1. Zur Embryonalentwicklung von Astacus

Die Furchung ist gemischt (=„Segmentation mixte" (Dawydoff)). Primäre Dotterpyramiden gliedern den Dotter mit Ausnahme eines ungeteilten Zentral-

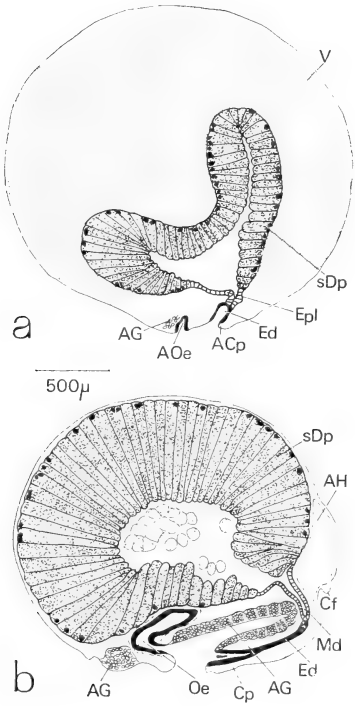


Abb. 1.

Frühe Entwicklungsstadien von *Astacus* (schematische Sagittalschnitte, abgewandelt nach Reichenbach). a. Nauplius-Stadium: Die sekundären Dotterpyramiden des invaginierten Entoderms haben mit der Dotteraufnahme begonnen. b. Embryo mit angelegten Kaufüssen und Caudalpapille: Aller Dotter ist durch die sekundären Dotterpyramiden aufgenommen.

körpers in einzelne Kompartimente. Sie verschwinden in der Folge bald; die jetzt superfiziell gewordene Segmentierung führt zur Ausbildung des Blastoderms. Trotz Dotterreichtum kommt es zur Invagination eines Entoderm-Säckleins; dessen Lumen wird dauernd erhalten. Die caudale Entodermplatte (Abb. 1a ff)

bleibt epithelialisiert und ohne Dotteraufnahme. Sie bildet in der weiteren Entwicklung unter Zellvermehrung Mitteldarm und Mitteldarmdrüse.

Die cephale Entodermpartie wächst dagegen zu den sekundären Dotterpyramiden aus, welche unter Pseudopodienbildung von aussen her sämtlichen Dotter in sich aufnehmen (Abb. 1b). Sie bilden in der Folge einen „intraembryonalen Dottersack" (vgl. FIORONI), der mit verschiedenen Loben ausgestattet ist (vgl. pg 923) und von transitorischer Natur ist. -Die noch umstrittene Entwicklung von früh sich detachierenden vakuolösen Zellen (=sekundäres Mesoderm

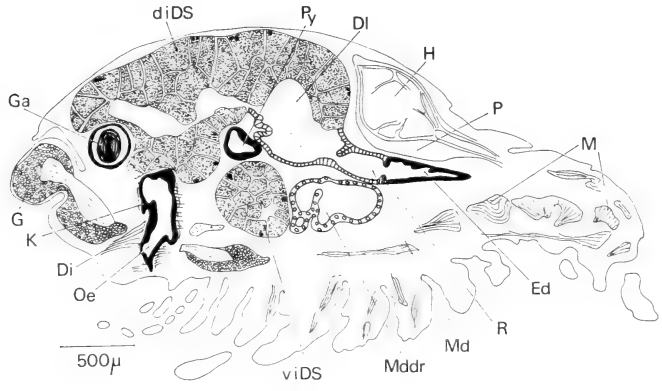


ABB. 2.

Schlüpfstadium von *Astacus* (schematisierter leicht seitlicher Sagittalschnitt). Der intraembryonale Dottersack ist noch umfangreich. Die sekundären Dotterzellen sind nicht eingezeichnet.

REICHENBACH's) muss erneut untersucht werden (vgl. pg 941). Oesophag und Enddarm als ectodermale, mit Chitin überzogene Einstülpungen (Abb. 1,2,3,4c) verwachsen mit den entodermalen Darmteilen (Abb. 4d); nach dem Schlüpfen bildet so der Darmtrakt ein durchgehendes Rohr.

Der Abbau des in die sekundären Dotterpyramiden eingelagerten Dotters beginnt kurz vor dem Schlüpfen und ist nach der am 10. bis 17. Postembryonaltag erfolgenden ersten Häutung meistens vollständig beendet (vgl. BIEBER und die Abb. 3, 7a und b).

Wir fragen in der Folge nach den Mechanismen dieses äusserst rasch erfolgenden Dotterabbaus und analysieren besonders das Schlüpfstadium detailliert. Nach einer einleitenden Schilderung der Histologie des Darmtraktes müssen dabei die Strukturanalysen der sekundären Dotterpyramiden und der sekundären Dotterzellen im Vordergrund stehen.

2. Der Bau des Darmtraktes und der „Dotterorgane" im Schlüpfzustand von Astacus

1. *Der Darmtrakt*

Wie an anderer Stelle genauer dargestellt werden wird, ist der ectodermale Darm bereits weit differenziert. Ein reich mit Muskulatur ausgestatteter Oesophag führt in einen in Cardia- und Pylorusanteil gegliederten und durch eine kompli-

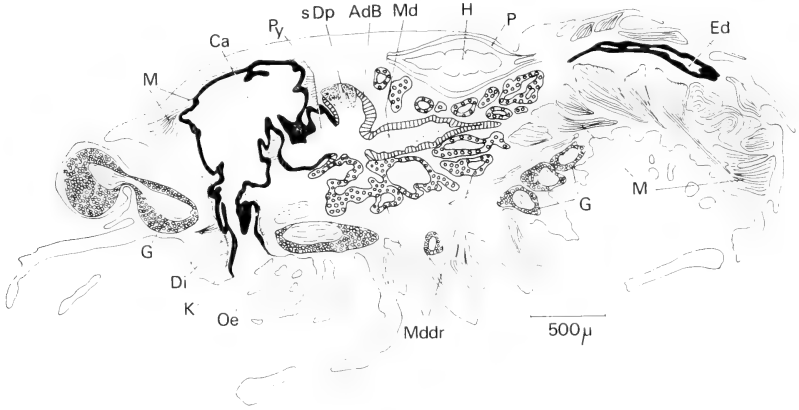


Abb. 3.

10 tägiger Jungkrebs von *Astacus* (schematischer medianer Sagittalschnitt). Der intraembryonale Dottersack ist mit Ausnahme eines kleinen Restes im dorsalen Mitteldarmfortsatz völlig resorbiert. -Die sekundären Dotterzellen sind nicht eingezeichnet.

zierte Muskulatur versorgten Magen (Abb. 2,3). Unter den verschiedenen chitinösen Filterapparaturen (vgl. etwa Jordan (1929), Balss (1940-44), von Buddenbrock (1956) und Kaestner (1967)) ist vor allem der Mitteldarmdrüsenfilter schon relativ stark chitinisiert. Wohl ausgebildete, in besonderen Taschen liegende Gastrolithen (Abb. 4b) deuten auf die bald einsetzende erste Häutung hin.

Hinter dem Magen münden Mitteldarmdrüsen und intraembryonaler Dottersack ein. Letzterer besteht vor allem aus einem grossen dorsalen Sack (Abb. 2). Er spaltet sich cephal in zwei Aussackungen auf, die zwischen den Gastrolithentaschen und der Epidermis nach vorne reichen. Ventral finden sich zwei kleinere Säcke, die nach caudal ins Mitteldarmdrüsen-Epithel übergehen. Der später zu schildernde Abbau der Dotterpyramiden setzt zuerst an den cephalen dorsalen Partien sowie in den ventralen Aussackungen ein.

Hinter diesen Einmündungen liegt der für Decapodenverhältnisse extrem kurze Mitteldarm (Abb. 2,3, 4a und d). Seine relativ niederen, einheitlich gebauten

Zellen zeigen deutlich einen lumenwärts gerichteten Stäbchensaum; darunter liegen drei und mehr Lagen kleiner Vakuolen. Unterhalb der median postierten Kerne können sich noch weiter Zellhohlräume finden. Das Basalplasma ist fein granuliert. Die Zellwände sind besonders auf mit Azan gefärbten Schnitten sehr deutlich sichtbar. Eine Schicht dicht liegender Mesoblastzellen bildet die Abgrenzung zum Blutlakunensystem. Histologisch gehören die Zellen des Mitteldarms nur einem Typ an, nämlich den Resorptionszellen.

Der lange, gleichfalls von Mesoblastzellen umgebene Enddarm ist durch einen Ringwulst vom Mitteldarm abgesetzt (Abb. 2). Er ist durch seinen inneren Chitinüberzug leicht von diesem zu unterscheiden (Abb. 2, 3, 4c und d). Seine sechs Längssepten (Abb. 4d) sind im Schlüpfmoment entgegen den kaum angedeuteten Querprofilierungen bereits sehr ausgeprägt.

Im Gegensatz zum Mitteldarm weist die schon in zahlreiche Schläuche gegliederte Mitteldarmdrüse (Abb. 2,3) ein reicheres Zellinventar auf (Abb. 4d, 5). Allen Zelltypen kommt ein lumenwärts gerichteter Stäbchensaum zu, der bei Prenant-Färbung durch seine grüne Anfärbung besonders deutlich wird. Die Fermentzellen (=Blasen- oder Sekretzellen; Abb. 5a, c und d) zeichnen sich durch auffällige Vakuolen aus, die aber im Vergleich mit der Adultstruktur noch verhältnismässig klein bleiben. Auch stehen bei *Astacus* entgegen manchen anderen Decapodenlarven die Sekretzellen nicht über die Epithelfläche hinaus ins Lumen vor. Mit einem dunkel angefärbten Plasma und kleinen Vakuolen versehene Resorptionszellen (Abb. 5d) sind eher selten; ihre Funktion wird durch die Leistung der sehr ähnlich gebauten Drüsenzellen des Mitteldarms ergänzt. Daneben finden sich vor allem an den Sprossungszonen der Schlauchenden mit einem einheitlichen Plasma versehene wenig differenzierte Zellen; deren spätere Differenzierungsrichtung ist noch nicht ersichtlich. Auch sie zeigen den Stäbchensaum. Oft sind -wie übrigens auch im Mitteldarm- mitotische Zellteilungen (Abb. 5c) feststellbar, welche auch bereits differenzierte Fermentzellen erfassen können.

Die einzelnen Schläuche des Hepatopancreas vereinigen sich cephalwärts in einer grösseren Aussackung (vgl. etwa Abb. 3); deren Epithel geht über einige bereits etwas verkleinerte sekundäre Dotterpyramidenzellen in die typischen, gleichfalls zu einem Epithel zusammengeschlossenen Zellen der sekundären Dotterpyramiden über (Abb. 2, 5b).

Die im Vergleich mit dem Mittel- und Enddarm von nur locker verteilten Mesoblastzellen umgebenen Mitteldarmdrüsen-Schläuche (Abb. 4d, 5) werden von der Blutflüssigkeit des sehr ausgebauten Blutlakunensystems umspült (Abb. 5a). Freie Zellen im Blut sind besonders um die distalen Schlauchenden konzentriert; hier ist zudem die Dichte der Haemocoelflüssigkeit erhöht (vgl. pg 934 und Abb. 5a). Auf den Schnitten lassen die in diesem Gebiet häufigen Hohlräume auf eine lakunenwärts gerichtete Abgabe von verdauten Dotterstoffen schliessen, welche die Mitteldarmdrüse passiert haben. Die teilweise mit kleinen Vakuolen versehenen

freien Zellen (= B-Zellen; vgl. pg 932) scheinen diese Nährstoffe aufzunehmen. Die lockere Mesoblastumkleidung mag den Stoffdurchtritt durch die Mitteldarmdrüse erleichtern.

Aus den bisherigen Angaben lassen sich folgende Schlüsse ziehen:

1. Im Schlüpfmoment oder kurz danach ist ein durchlaufendes, aus ecto- und entodermalen Elementen aufgebautes Darmrohr konstituiert.
2. Alle ectodermalen Darmanteile sind, wie auch die reiche Muskelversorgung und die bereits aufgebauten chitinösen Drüsenfilter zeigen, weit differenziert. Damit wird nach der ersten Häutung die Aufnahme extraembryonaler Nährstoffe sowie das häufige Verschlingen der Larvalhaut (vgl. BIEBER) ermöglicht.
3. Auch der in Zusammenhang mit der Häutung stehende Aufbau der Gastrolithen erfordert ein in der frühen Postembryonalzeit bereits ausdifferenziertes Ectodermepithel.
4. Entgegen den bereits adultähnlichen Vorder- und Enddarmstrukturen sind Teile der entodermalen Darmgewebe noch durch Dotterreserven belastet, welche in die sekundären Dotterpyramiden eingeschlossen sind. Diese gehen ohne fliessende histologische Übergänge ins cytologisch klar gesonderte Mitteldarm- bzw. Mitteldarmdrüsenepithel über.
5. Im Gegensatz zu manchen Decapoden mit Vitellophagen (vgl. pg 928 und FIORONI) stellt der intraembryonale Dottersack bei *Astacus* ein transitorisches Organ dar und geht nicht durch Zelltransformation (d. h. Epithelialisierung der Vitellophagen unter Dotterabgabe) ins definitive Mitteldarmdrüsen-Epithel über. Dieses wird bei Astacus durch die weiter proliferierenden Zellen der ursprünglichen Entodermplatte gebildet.
6. Viele Kernteilungen in Mitteldarm und Mitteldarmdrüse weisen auf diese Sprossungsprozesse hin.
7. Die resorbierende Funktion der Mitteldarmdrüse ist, wie die wenig zahlreichen Resorptionszellen demonstrieren, noch gering.

2. *Die sekundären Dotterpyramiden*

Wie bereits erwähnt, nehmen die cephalwärts liegenden Zellen der entodermalen Invagination (besonders die dorsalen und lateralen) von aussen her sämtlichen Dotter sowie die zahlreichen Lipoidtropfen auf. Die anfänglich sehr hohen Zellen (Abb. 1a und b) werden später verbreitert (Abb. 2). In der ausgebildeten sekundären Dotterpyramide (Abb. 5b, 6, 7c und d) sind die ursprünglich feiner verteilten Fettropfen in grösseren Hohlräumen vereinigt, und der sie umgebende einheitliche Dotter wirkt „glasig" (REICHENBACH; Abb. 5b, 6c, 7, 10d). Er ist in

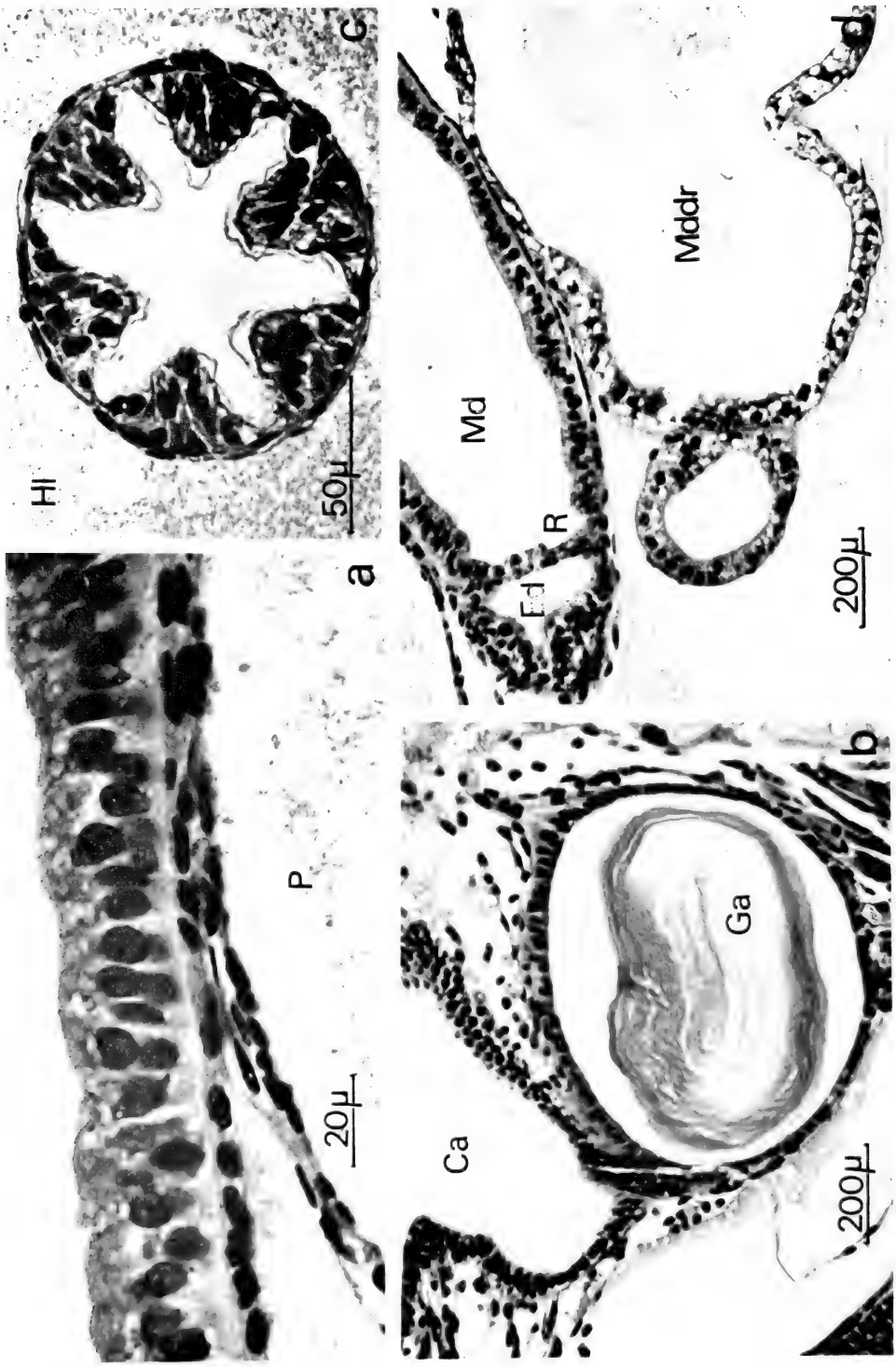


Abb. 4.

Schlüpfstadium von *Astacus*: Zum histologischen Bau des Darmtraktes a. Mitteldarmepithel mit Resorptionszellen (Sagittalschnitt) b. angeschnittener Cardiateil des Magens und Gastrolithen-Tasche (Sagittalschnitt) c. Enddarm (Querschnitt) d. Ringfalte zwischen End- und Mitteldarm, Mitteldarmdrüse (Sagittalschnitt).

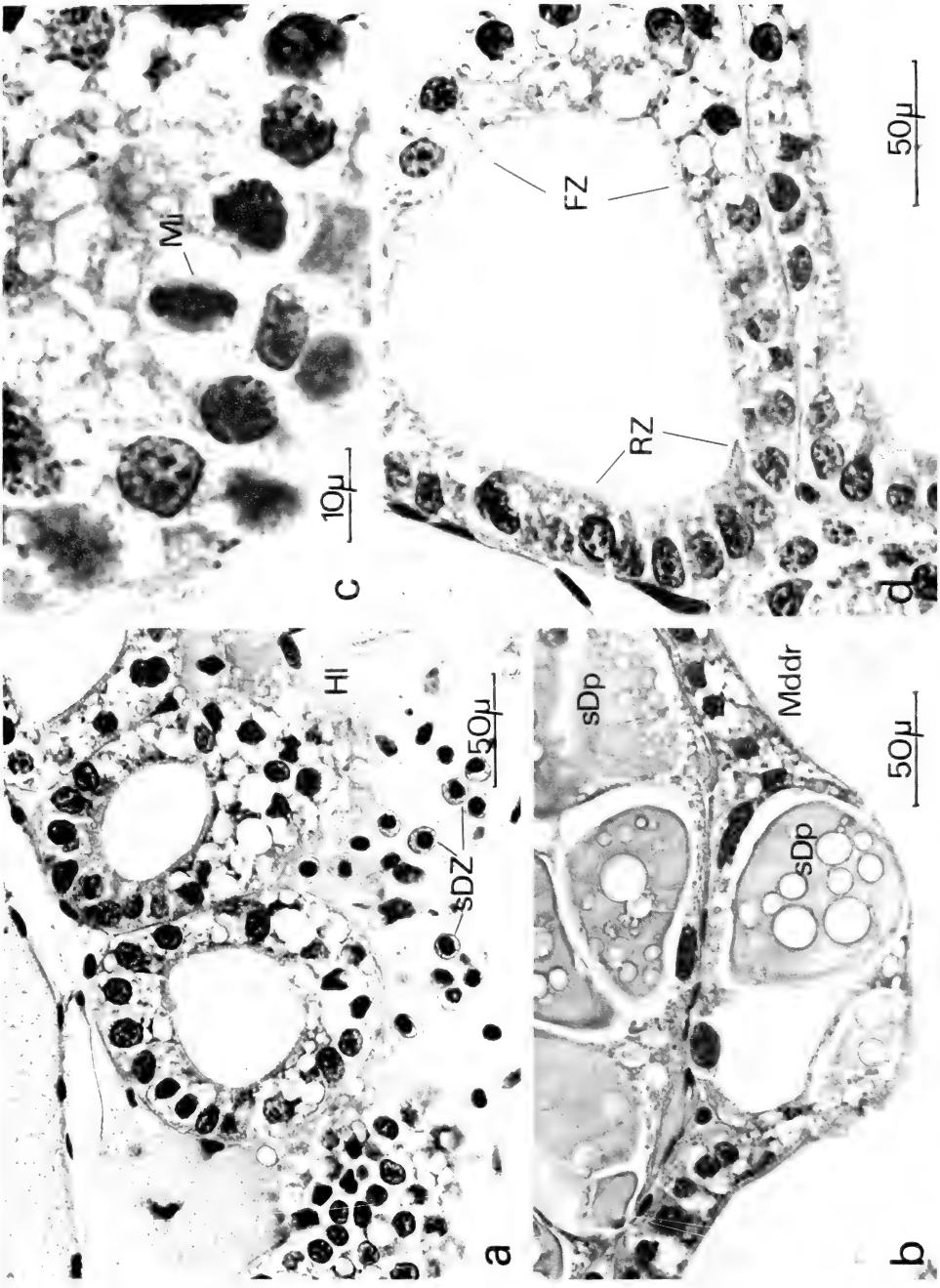


ABB. 5.

Schlüpfstadium von *Astacus :* Aufbau der Mitteldarmdrüse a. Quer getroffene, von Haemolymphe und sekundären Dotterzellen umgebene Divertikel der Mitteldarmdrüse b. Übergang Mitteldarmdrüse -intraembryonaler Dottersack mit einer bereits verkleinerten sekundären Dotterpyramide (Sagittalschnitt) c. Mitose einer differenzierten Fermentzelle der Mitteldarmdrüse d. Divertikel der Mitteldarmdrüse mit Ferment- und Resorptionszellen (Querschnitt)

eine sehr grosse Zentralvakuole eingeschlossen. Diese wird von einem dünnen Plasmasaum (vgl. Abb. 7c und d) umgeben. Dieses Plasma kann sowohl lumenwärts als vor allem basal, wo es auf Schnittbildern maschenartig wirkt, viele kleine Vakuolen bilden, welche auf den Schnitten teilweise entleert sind (Abb. 6b und c, 7c). Entlang der lumenwärts gerichteten Zellgrenze sind an der Zelloberfläche meist viele kleine Granulationen nachweisbar. Diese und gelegentlich im Lumen auftretende grössere Dotteranteile (Abb. 7a) weisen auf eine Abgabe von Dottersubstanzen in den zentralen Darmhohlraum hin.

Im basalen, also gegen die Körperperipherie liegenden Plasma finden sich immer sehr grosse Kerne. Die meisten sekundären Dotterpyramidenzellen sind mehrkernig (Abb. 6, 7c und d). Dies gilt bereits für die noch Dotter aufnehmenden Zellen von Abb. 1a und b; es scheint, dass die beträchtliche Zellgrösse im Sinne der Kernplasma-Relation mehrere Kerne erfordert. Auch bei durch intensive Dotteraufnahme stark angewachsenen Vitellophagen (z. B. *Galathea*, *Macropodia*) ist oft eine Zweikernigkeit zu beobachten. Die anfänglich in der Regel einen längeren Durchmesser von 14 bis 17 μ aufweisenden Kerne der sekundären Dotterpyramiden haben sich im Schlüpfmoment auf eine grössere Längsachse von 20 bis 26 μ ausgedehnt.

Im Schlüpfzustand dokumentieren verschiedene, sowohl die Kerne als das Plasma betreffende Veränderungen, die schliesslich zur Degeneration führen, die transitorische Natur der sekundären Dotterpyramiden:

1. Die oft von Chromatinballungen (Abb. 6, 7d) begleitete Zunahme des Kernvolumens ist bereits erwähnt worden. Sie findet ihre Parallele in den vor der Degeneration gleichfalls sich vergrössernden Kernen der Dottermacromeren des Prosobranchiers *Fusus*. Auch hier ist übrigens häufig eine nachträgliche Polynucleisierung zu beobachten (Fioroni-Portmann 1968).

2. Oft tritt eine intranucleäre Vakuolenbildung auf (Abb. 6b und c, 7c und d). Die meist bis zu 13-16 μ Durchmesser erreichenden Vakuolen können den Kern verlassen oder schliesslich denselben ganz ausfüllen (vgl. Abb. 6c mit 10c); sie scheinen sich im Plasma aufzulösen. -Von Orelli -Schütz (1961) hat bei den Vitellophagen-Kernen von Spinnen eine ähnliche Abgabe von Vakuolensubstanz durch die Kerne beschrieben.

3. Häufig ist eine durch eine Verdünnung und ein anschliessendes Schwinden der Kernmembran eingeleitete Auflösung von Kernen feststellbar (Abb. 6a und d, 10a). Der nurmehr schwach angefärbte Kernsaft diffundiert ins Basalplasma, wo sich auch verstreute Chromatinteile finden (vgl. pg 934).

Innerhalb einer Dotterpyramiden-Zelle zeigen die Kerne praktisch immer unterschiedliche Dedifferenzierungszustände (Abb. 6, 7c und d). Die Degenerations-

erscheinungen der Kerne können grössere Dottersackpartien gleichzeitig erfassen (Abb. 7c und d).

Im Plasma sind folgende Reduktionsprozesse feststellbar:

1. Verkleinerungen der dottergefüllten Zentralvakuole sind wohl vor allem auf die lumenwärts gerichtete Dotterabgabe zurückzuführen. Bereits im Schlüpfmoment finden sich daher vor allem im Mitteldarmlumen oft Dotterreste, die infolge Zersetzung durch die Mitteldarmdrüsenfermente bereits granulös sind (Abb. 2, 4d). Die Zellumrisse der sekundären Dotterpyramiden können zeitweilig noch gewahrt bleiben, so dass das intakt gebliebene periphere Plasma eine teilweise leere Dottervakuole umschliesst (Abb. 7c und d).

2. Durch Auflösung der Basalmembran wird das sich oft kontrahierende und daher auf Schnitten intensiv angefärbte Basalplasma samt den Vakuolen gegen das Blutlakunensystem hin geöffnet. Entgegen den übrigen entodermalen Darmteilen fehlt im Dottersackgebiet eine Mesodermumhüllung. Der dadurch erleichterte „Blutkontakt" ermöglicht einerseits die Abgabe grösserer Dotteranteile in die Leibeshöhle als auch das Eindringen der in der Haemolymphe schwimmenden sekundären Dotterzellen (Abb. 10). Im Zusammenhang mit der von der Peripherie her einsetzenden Zellauflösung verschwinden die bisher klar abgrenzbaren Dottersack-Umrisse. Stellenweise lassen sich in der Haemocoelflüssigkeit noch die Konturen weitgehend abgebauter Dotterpyramidenanteile feststellen, wobei besonders die Lipoidvakuolen noch deutlich sichtbar sind (Abb. 8b und 10a).

Der um den Schlüpfmoment intensiv einsetzende Abbauprozess erfasst, wie bereits erwähnt, zuerst die ventralen sowie die cephalwärts gerichteten dorsalen Partien des inneren Dottersackes. Bei den meisten zehntägigen Jungkrebsen sind die ventralen Teile des inneren Dottersackes verschwunden und durch von caudal her ausgewachsene Anteile der Mitteldarmdrüse ersetzt (Abb. 3). Durch vergrösserte Vakuolen der Fermentzellen und deutlich sichtbare Hohlräume der Resorptionszellen ist diese strukturell schon stark den adulten Bauverhältnissen angenähert. Die an Zellteilungen reichen undifferenzierten Zonen der Schlauchenden sind jetzt besonders ausgeprägt.

Dotterreste in Form von weitgehend sich zersetzenden sekundären Dotterpyramiden sind höchstens noch im dorsalen Mitteldarmfortsatz festzustellen (Abb. 4, 7a und b). Dieser ist durch Auswachsen des an Zellteilungen reichen und teilweise auch Kerndurchschnürungen aufweisenden, caudal vom Pylorus liegenden kleinzelligen Epithels stark verlängert worden. Er setzt sich wie der Mitteldarm aus weit entwickelten Resorptionszellen zusammen (Abb. 7b). Infolge der sich dedifferenzierenden Dotterzellen dürfte der Darmtrakt im median dorsalen Blindsack zumindest kurzzeitig mit dem Blutlakunensystem in offener Verbindung stehen (vgl. Abb 7a).

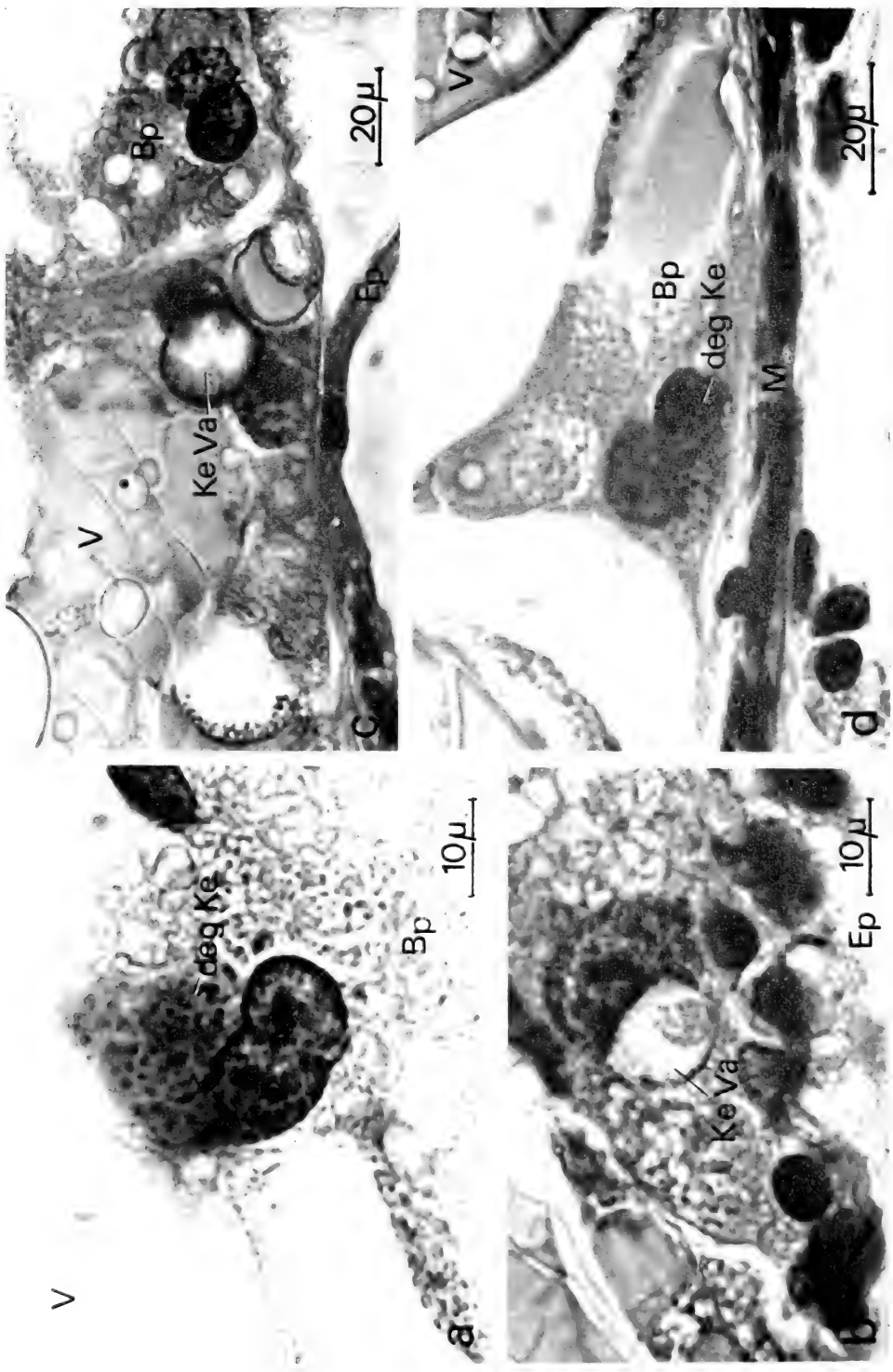


Abb. 6.

Schlüpfstadium von *Astacus*: Basalregion der polynucleären sekundären Dotterpyramiden (Sagittalschnitte) a. und d. Mit sich im Basalplasma auflösenden Kernen b. und c. Mit intra nucleärer Vakuolenbildung. Bei c. sind die Kernvakuolen besonders gross.

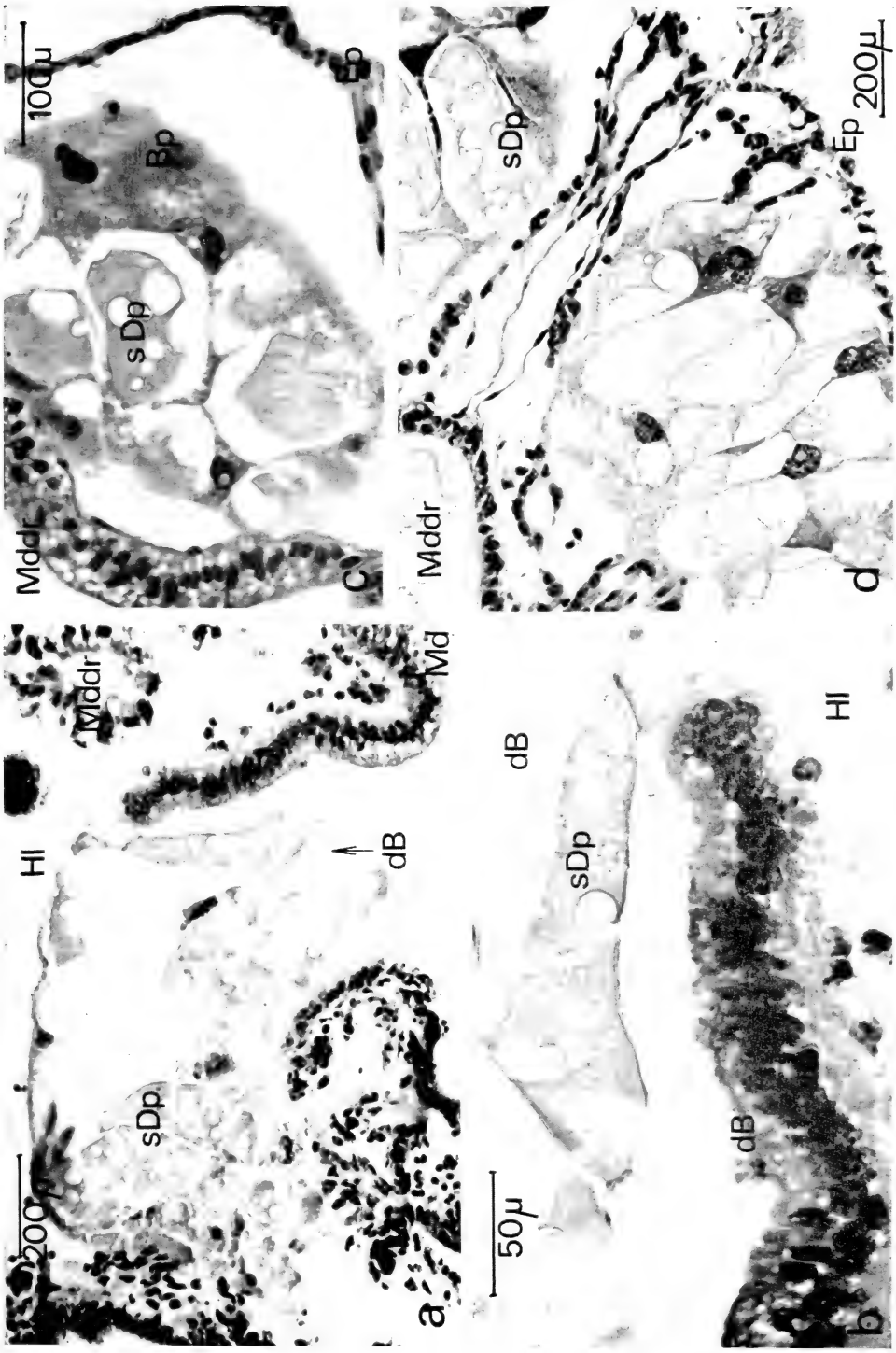


ABB. 7.

Desintegration der sekundären Dotterpyramiden von *Astacus* a. und b 10tägiger Jungkrebs (Sagittalschnitte). Der intraembryonale Dottersack ist auf eine kleine Zone im dorsalen Mitteldarmfortsatz beschränkt. c. und d. Schlüpfstadium (Sagittal-bzw. Frontalschnitt). Die cephalen Partien des noch grossen intraembryonalen Dottersackes in beginnender Desintegration (vgl. Text)

Zusammenfassend kann gefolgert werden:

1. Ausser der schon auf pg 923 geschilderten scharfen histologischen Trennung zwischen Dottersackepithel und kleinzelligem Darmepithel weisen vor allem die Dedifferenzierungserscheinungen auf eine rein transitorische Rolle der sekundären Dotterpyramiden ein.

2. Bei deren Abbau tritt das schon bei der Mitteldarmdrüsen-Bildung manifeste caudocephale Differenzierungsgefälle erneut auf.

3. Die Aufgabe des Dotterabbaues wird auf zwei Wegen gelöst. Die ins Dottersacklumen abgegebenen und von dort in den Mitteldarm gelangten Dottersubstanzen können durch Sekrete der Mitteldarmdrüse aufgeschlossen werden. Andererseits gelangen durch periphere Auflösung der Dotterpyramiden Dottersubstanzen in Kontakt mit der Leibeshöhle und der Haemolymphe. Im Folgenden stellt sich nun die Frage, wie diese freien vitellinen Substanzen weiter abgebaut werden.

3. *Die sekundären Dotterzellen*

Im Körperinnern (vor allem im Blutlakunensystem) des Schlüpfstadiums sind vier, von uns im Folgenden als A-, B-, C- und D-Zellen bezeichnete Kategorien freier Zellen festzustellen. Zwischen diesen Kategorien kommen Übergangsformen vor; besonders zwischen C- und D-Zellen finden sich viele unterschiedliche Differenzierungszustände.

1. Ganz junge A-Zellen zeichnen sich durch eine sehr kleine, den zentralen rundlichen bis ovalen Kern dicht umschliessende, einheitliche Plasmamasse aus. Ausdifferenzierte A-Zellen messen im Durchmesser um die 12 μ. Sie besitzen ein granulöses, auch kleine helle Einschlüsse enthaltendes Plasma (Abb. 5a, 8a und b, 10 a bis c).

2. B-Zellen sind durch das Auftreten einer bis mehrerer, noch sehr kleiner Vakuolen oft etwas länglich geworden (Abb. 5a, 8a, 10a und b). Ihr Durchmesser beträgt 12,5 bis 15 μ. Gelegentlich können Vakuolen auch peripher oder bläschenartig abgeschnürt auftreten (Abb. 8b).

3. Bei den C-Zellen (z. B. Abb. 8c und d, 9, 11c) ist die Kerngrösse unverändert geblieben. Durch das Auftreten zahlreicher, verschieden grosser Vakuolen ist dagegen der grösste Plasmadurchmesser durchschnittlich auf 21 bis zu 24 μ angestiegen. Die sich vergrössernden Vakuolen drücken den Kern unter Abflachung meist an die Zellperipherie. Zentral liegende Kerne passen sich mit ihren Konturen an die Vakuolenumrisse an.

4. Verschiedene Übergangsformen mit einer sehr grossen zentralen und mehreren peripheren kleinen Vakuolen (C-D-Zellen; Abb. 11b) leiten zu den

D-Zellen über. Bei diesen bis 26 und mehr μ Durchmesser erreichenden Zellen sind alle Zellhohlräume zu einer einheitlichen Zentralvakuole zusammengeschlossen (Abb. 8e, 9 und 11). Der stark abgeflachte Kern liegt immer peripher. Öfters kommen auch kleinere D-Zellen um 20 μ Durchmesser vor, was auf eine bereit erfolgte Stoffabgabe schliessen lassen könnte.

Entgegen den durch die Fixierung fast durchwegs ausgewaschenen Zellinhalten der Fermentzellen der Mitteldarmdrüse bleiben die Vakuoleninhalte der freien Zellen immer intakt. Wie die folgende Übersicht einiger Färbungen zeigt, ist die Anfärbung gleich wie beim in die sekundären Dotterpyramiden eingeschlossenen Vitellus. Die Färbung der Blutflüssigkeit differiert dagegen immer:

	Haemalaun-Benzopurpurin	Azan	PAS	Prenant
Dotter	rosa	carminrot	lila	orange rot schwarzrot
freie Zellen	graugelb	orange rot	lila	gelborange rot schwarzrot
Haemolymphe	hellorange orange	blaurot violett	hell-lila	gelblich hellgrün

Auf Grund der mit dem Dotter übereinstimmenden Färbung und der in der Folge zu erörternden weiteren Hinweise bezeichnen wir die A- bis D-Zellen als sekundäre Dotterzellen (vgl. pg 941). Die Vakuolen der C- und D-Zellen enthalten ausser Dottersubstanzen teilweise auch Chromatinbrocken (Abb. 11b und d).

Diese Zellen wurden bereits von REICHENBACH (1886) als „Wanderzellen" beschrieben; ihr feinerer Bau und die eben skizzierte morphogenetische Sukzession der A- zu den D-Zellen wurden von ihm in seiner weitgehend topographisch ausgerichteten Studie nicht berücksichtigt. Dagegen sah er bereits ihre dotterresorbierende Funktion und gab in manchem richtige Angaben von der Verteilung dieser Zellen.

Sekundäre Dotterzellen finden sich in reicher Zahl an den verschiedensten Orten des Embryos, besonders aber an den Wänden der zentralen Kreislauforgane, im nährstoffreichen Milieu und im Chitinisierungbereich (Abb. 9 und 11). Viele A- und B-Zellen liegen in Herz und Perikard (Abb. 9a und b). Auch in den Kiemengefässen, wo die freien Zellen eher selten sind, dominieren die A-Zellen. In allen übrigen Teilen der Junglarve sind A- bis C- sowie meist auch D-Zellen

nachzuweisen. Die auffallende Häufigkeit wenig differenzierter Zellstadien in den zentralen Kreislauforganen lässt vermuten, dass die sekundären Dotterzellen dort sich durch Loslösung aus den Wänden bilden. Freilich konnte dieser Prozess bisher nicht durch eindeutige histologische Bilder dokumentiert werden. Die bescheidene Anzahl freier Zellen in den Kiemen demonstriert, dass diese Zellen kaum mit der Atmung zu tun haben. Respiratorische Blutpigmente (Haemocyane) sind ja bei Krebsen in der Haemolymphe gelöst.

Im übrigen Embryonalkörper finden sich sekundäre Dotterzellen fast überall an sämtlichen Stellen, die vom Blutlakunensystem erreicht werden (vgl. Abb. 9a für die Muskulatur, 9c für Blutgefässwände). In konzentrierter Lagerung dagegen kommen sie besonders in nährstoffreichem Milieu vor. Die Anlagerung vor allem von A- und B-Zellen um die Mitteldarmdrüsenschläuche deutet wie die dort besonders dichte Haemolymphe (Abb. 5a) auf eine Aufnahme von durch die Mitteldarmdrüse abgegebenen Stoffen hin. An verschiedenen Blutgefässen, besonders aber an der Abdominalarterie und an den von ihr ausgehenden Gefässen sind dicht C- und gelegentlich auch D-Zellen attachiert (Abb. 8c und d, 9c). Schliesslich sind die verschiedenen Typen der sekundären Dotterzellen auch an sich auflösenden Basalplasmen der sekundären Dotterpyramiden zu finden (Abb. 8b, 10); teilweise lassen sich auch tiefer in die Dotterpyramiden eingedrungene Zellen (Abb. 10c) feststellen.

Am auffälligsten ist die Massierung der Dotterzellen im Bereich der Epidermis (Abb. 8e und 11). Die von einer Chitinlamelle überdeckten Zellen der Oberhaut sind im Schlüpfmoment stark vakuolisiert (Abb. 9b, 11a), was auf eine im Zusammenhang mit der ersten postembryonalen Häutung stehende Chitinabscheidung hindeutet. Die Oberhaut ist infolge des noch weitgehend fehlenden Bindegewebes für aus der Leibeshöhle einwandernde bewegliche Zellen frei zugänglich. Sowohl in den Extremitäten, dem Stirnstachel als vor allem den Carapaxfalten sind Dotterzellen festzustellen.

Die besonderen Verhältnisse der Carapaxfalten (Abb. 11) sind, wenn auch histologisch undetailliert, bereits von REICHENBACH erwähnt worden. Die dicke Aussenepidermis ist durch kontraktile Muskelelemente mit dem dünnen Innenepithel verbunden. Die mesodermalen, durch Tonofibrillen mit der äusseren, bzw. inneren Epidermis verbundenen Stützelemente lassen zwischen sich ein der Haemocoelflüssigkeit zugängliches Kanalsystem frei (Abb. 11a und d). Sowohl an die Epidermis (besonders die äussere) als an diese Stützzellen lagern sich weit entwickelte C-Zellen, C-D-Zellen, sowie D-Zellen an. (Abb. 11). Ihre grossen Vakuolen enthalten ausser Dottersubstanzen relativ oft auch Chromatinreste (Abb. 11d). Der Kontakt dieser flach angepressten Zellen mit den Stütz- und Integumentzellen scheint intim. Klassisch-histologische Methoden sind zu ungenau, um die von uns vermutete Verschmelzung einwandfrei nachzuweisen. Eine elektronenoptische Analyse ist geplant.

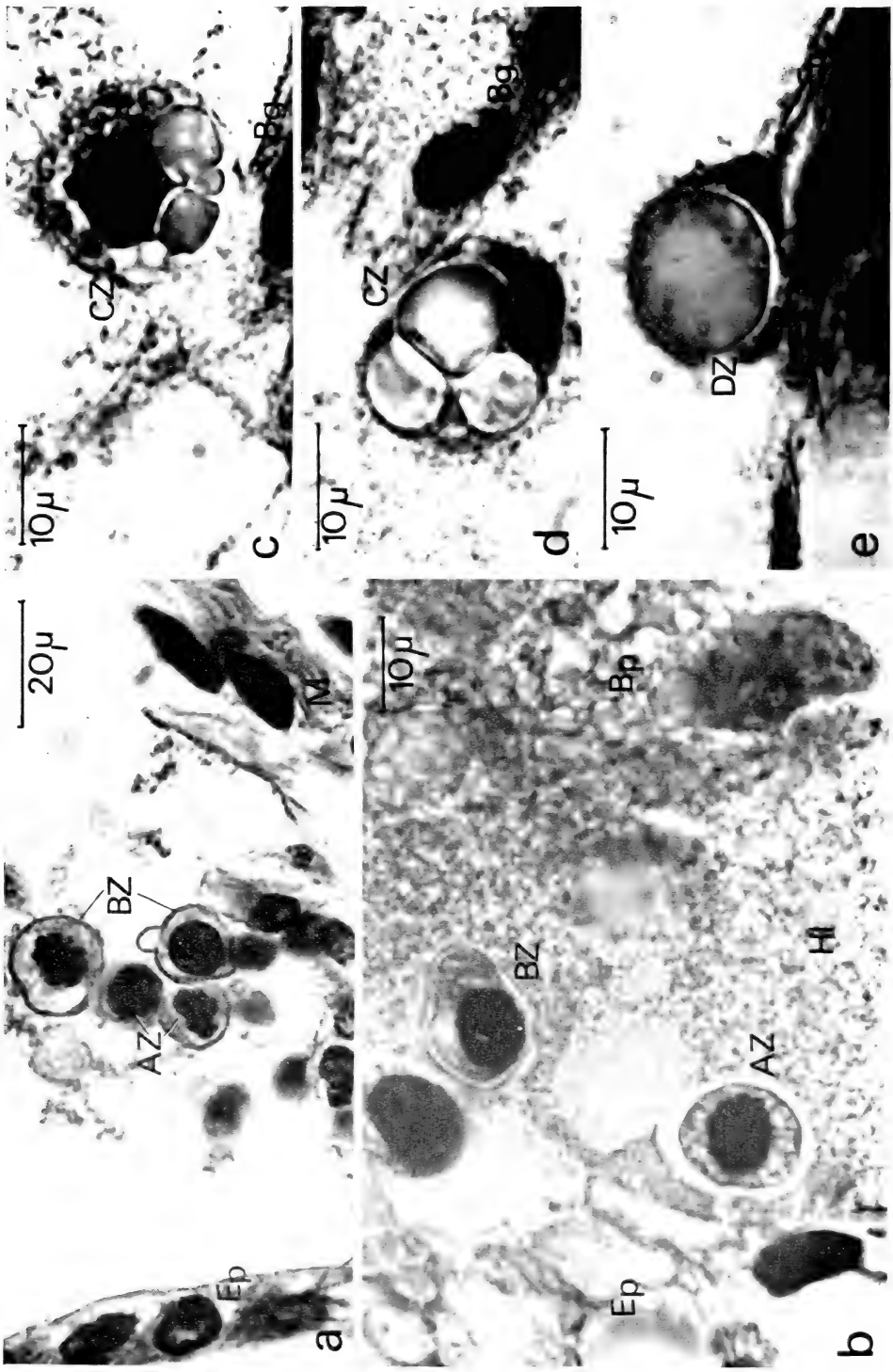


Abb. 8.

Schlüpfstadium von *Astacus*: Verschiedene Differenzierungsstadien der sekundären Dotterzellen (vgl. Text) a. A- und B-Zellen (ein Exemplar mit bläschenartig abgeschnürter Vakuole) im Haemocoel, etwas caudal vom dorsalen Divertikel des intraembryonalen Dottersackes liegend (Sagittalschnitt) b. A- und B-Zellen, ins Basalplasma einer sekundären Dotterpyramide eingedrungen (Querschnitt durch Jungkrebs; vgl. Abb. 10a) c. und d. C-Zellen, im Lakunensystem an ein Seitengefäss der Arteria abdominalis angelagert (Sagittalschnitt durch Jungkrebs) e. D-Zelle: an die dorsale Epidermis des Carapax angelagert (Sagittalschnitt)

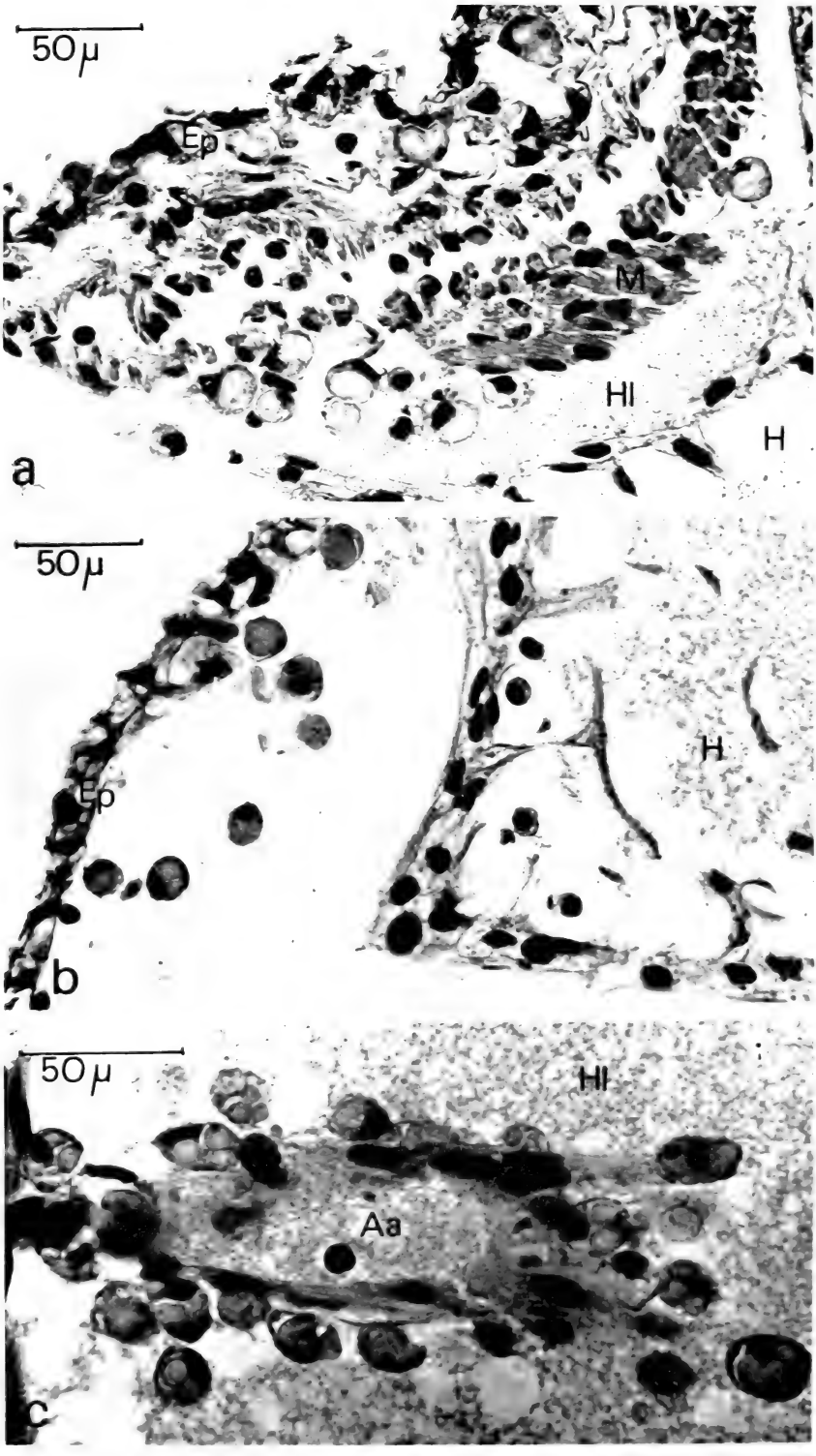


Abb. 9.

Schlüpfstadium von *Astacus*: Zur topographischen Verteilung weit entwickelter sekundärer Dotterzellen (v.a. C- und D-Zellen) a. Angelagert an die Epidermis und in Muskelnähe (Querschnitt durch Jungkrebs) b. Zwischen Epidermis und Perikard. Im Herzlumen finden sich A- und B-Zellen (Sagittalschnitt durch Jungkrebs) c. An die Arteria abdominalis (schräg angeschnitten) angelagert

Abb. 10.

Schlüpfstadium von *Astacus:* An desintegrierende sekundäre Dotterpyramiden angelagerte sekundäre Dotterzellen. a. und b. Angelagerte A- und B-Zellen (Querschnitt; vgl. Abb. 8b) c. Weit in die desintegrierte sekundäre Dotterpyramide eingedrungene A- und C-Zellen (Sagittalschnitt). Rechts ist eine frei gewordene Kernvakuole sichtbar (vgl. Text) d. Peripher angelagerte C-Zelle (Querschnitt)

Abb. 11.

Schlüpfstadium von *Astacus*: Ans Integument und die Stütz-Zellen der Carapaxfalte angelagerte differenzierte sekundäre Dotterzellen. (Querschnitte). a. Übersicht eines Teils der Carapaxfalte b. An eine Stützzelle angelagerte C-D- und D-Zellen. Letztere mit aus einem desintegrierten Kern einer sekundären Dotterpyramide stammendem Chromatin (vgl. Text) c. An die Epidermis angelagerte C- und D-Zellen d. An eine Stützzelle angelagerte D-Zellen mit Chromatinresten in der grossen zentralen Vakuole (vgl. Abb. 11b).

Die Bezugsetzung der an den sekundären Dotterzellen aufgezeigten Befunde zu der im vorhergehenden Abschnitt gegebenen Schilderung der Reduktion der sekundären Dotterpyramiden führt uns zu folgenden Schlüssen:

1. Morphologische Kriterien zeigen, dass die sekundären Dotterzellen einen Anteil an der Aufarbeitung der durch Dedifferenzierung sich abbauenden sekundären Dotterpyramiden haben.

2. Eine morphologische Reihe lässt vier durch die sukzessive zunehmende Grösse ihrer Vakuolen und damit ihres Plasmas definierbare Typen von sekundären Dotterzellen unterscheiden.

3. Die auffallende Häufigkeit der wenig differenzierten A-Zellen in den zentralen Kreislauforganen lässt eine dortige Entstehung vermuten.

4. Konzentrationen von freien Dotterzellen um die Mitteldarmdrüsen-Schläuche und besonders im Gebiet der sich zersetzenden Basalplasmen der sekundären Dotterpyramiden deuten auf eine Nährstoffaufnahme durch die sekundären Dotterzellen hin. Diese Annahme wird durch die mit der Dottertingierung identische Anfärbung ihrer Vakuoleninhalte bestätigt. Die öfters in den Vakuolen gefundenen Chromatinreste sind als aufgenommene Anteile der desintegrierenden Dotterpyramidenkerne zu interpretieren.

5. Konzentriert gelagerte, weit differenzierte C- und D-Zellen lagern sich überall, besonders dicht aber in den Carapaxfalten, an die Basis der Epidermis an. Der intensive Zellkontakt spricht im Sinne einer Nährstoffabgabe an die infolge des Häutungsprozesses auf reiche Nährstoffzufuhr angewiesene Oberhaut.

3. Zum Dotterabbau in der Ontogenese von Astacus

Auf Grund unserer im Vorhergehenden hergeleiteten Deduktionen sei in Ergänzung zur einleitend in dieser Arbeit gegebenen Schilderung nochmals zusammenfassend der morphologische Ablauf der Dotteraufnahme und -verarbeitung des Flusskrebses dargestellt.

Wie bei vielen höheren Krebsen führen primäre Dotterpyramiden, die unter Freilassung eines zentralen Dotterkörpers hier den ganzen Keim durchqueren, zu einer ersten Dottergliederung während der Furchung. Die Keimanlage umgibt nach der Blastodermbildung die inzwischen wieder ungegliederte Dottermasse. Nach der entodermalen Invagination nehmen die cephalen (besonders die dorsalen und lateralen) Partien des Entodermsackes sukzessive von aussen sämtlichen Dotter auf. Die zu sekundären Dotterpyramiden umgewandelten Entodermzellen bauen einen transitorischen intraembryonalen Dottersack auf.

Das epithelialisierte caudale Entoderm ohne Dotteraufnahme bildet unter Sprossung von undifferenzierten Zellen Mitteldarm und Mitteldarmdrüse aus.

Der intraembryonale Dottersack dedifferenziert sich in der letzten Embryonalperiode sowie postembryonal in den 10 bis 17 Tagen vor der ersten postembryonalen Häutung. Einerseits wird Dotter ins Lumen abgegeben und vor allem im Mitteldarm unter Fermenteinwirkung der Mitteldarmdrüse resorbiert. Andererseits erfolgt eine periphere, durch Degeneration der meist polynucleären Kerne eingeleitete Desintegration der Dotterpyramiden. Die aufgelösten Plasma-, Dotter- und Kernanteile werden durch besondere, wohl aus den zentralen Kreislauforganen stammende sekundäre Dotterzellen aufgenommen und vor allem an die Zentren der Chitinisierung gebracht.

In die Bewältigung des Dotters sind somit ausser den definitiven Darmteilen verschiedene Sonderbildungen eingeschaltet, nämlich der zentrale Dotterkörper, die primären und die sekundären Dotterpyramiden, die sekundären Dotterzellen sowie vielleicht die Zellen des sekundären Mesoderms von REICHENBACH.

4. DISKUSSION

Im Vorhergehenden konnten Struktur und Funktion der sekundären Dotterzellen sowie der sekundären Dotterpyramiden beschrieben werden. Es sei betont, dass unsere Ableitung ihrer Funktionen auf den Analysen von morphologischen statischen Zuständen beruht und dass der entsprechende, wohl schwierige, auf physiologischen Methoden beruhende Beweis noch zu leisten ist.

Bei den sekundären Dotterzellen handelt es sich um einen phagocytären besonderen Zelltyp in der Blutflüssigkeit. Vergleiche mit den für die Insektenmetamorphose so wichtigen Phagocyten (vgl. etwa WEBER 1954) drängen sich auf. Dagegen sind keine eindeutigen Beziehungen zu den Blutzellen (vgl. DANINI 1924 ff) des adulten Flusskrebses herzuleiten. Von diesen besitzen zwar die basophilen Lymphocyten die gleiche Grösse wie die sekundären Dotterzellen, zeigen aber ein hyalines Plasma. Das Plasma der eosinophilen Lymphocyten ist granulös, doch werden diese mit einem Durchmesser von 34 μ wesentlich grösser als die sekundären Dotterzellen.

Wir deuten somit die entgegen den frühzeitig sich detachierenden Vitellophagen anderer Krebse (=primäre Dotterzellen) als sekundär bezeichneten Dotterzellen von *Astacus* als relativ spät entstehende Sonderbildungen. In Anpassung an die Dotteraufnahme machen sie einen in einzelne bauplanmässig gesonderte Stufen unterteilbaren Differenzierungsgang durch. REICHENBACH hat seinerzeit die Möglichkeit erwogen, es könnte sich auch um sich aus den sekundären Dotterpyramiden ablösende Zellen handeln, welche sich nachträglich in Blutzellen umbilden würden. Ein Vergleich des Baues der in dieser Studie ja eingehend geschilderten Elemente zeigt aber sofort, dass eine Ableitung der sekundären Dotterzellen von den Dotterpyramiden schon aus strukturellen Gründen nicht möglich ist.

Die eben erwähnte REICHENBACH'sche Theorie ist durch dessen Befunde an den „sekundären Mesodermzellen" beeinflusst. Diese sollen sich in frühen Embryonalstadien in der Keimanlage mit sich schliessendem Urmund bis zum Nauplius-Stadium und etwas älteren Embryonen aus den entodermalen sekundären Dotterpyramiden und nach FULINSKY aus den primären Mesodermzellen bilden. Nach MORIN schliesslich soll deren Entstehung rein entodermal sein. Diese zeitweilig vakuolösen, später sich an die primären Mesodermzellen angleichenden Zellen müssen erneut analysiert werden. Diese Untersuchungen werden zeigen, ob sich der von FULINSKY gezogene Vergleich mit den Vitellophagen (primäre Dotterzellen) halten lässt.

Bei Crustaceen sind somit mindestens zwei Kategorien von freien, wanderungsfähigen Dotterzellen mit Dotteraufnahme zu unterscheiden:

1. Vitellophagen (primäre Dotterzellen) mit sehr früh oder während der Keimblattsonderung erfolgender Entstehung kommen Arten ohne Entoderm-Invagination zu. Die Zuordnung der „sekundären Mesodermzellen" (REICHENBACH) von *Astacus* zu dieser Kategorie scheint uns, wie erwähnt, fraglich und diese bilden wohl eine eigene Kategorie.

2. Sekundäre Dotterzellen entstehen nach Etablierung der Körpergrundgestalt und sind mit dem Vorkommen von sekundären Dotterpyramiden liiert. Sie helfen an deren Abbau mit.

Die Annahme, dass Zellen mesodermaler Herkunft embryonale Nährstoffe aufnehmen, steht zwar der klassischen Auffassung, dass nur Entodermderivate zur Nährstoffverarbeitung eingesetzt werden, entgegen. Andererseits beweisen u.a. sowohl Pulmonaten- als Prosobranchierkeime (vgl. etwa FIORONI 1966), dass auch Ectodermzellen verdauende Funktionen haben können. Unter den Isopoden sollen die Vitellophagen von *Porcellio* später an der Blutbildung beteiligt sein (GOODRICH 1939) und bei *Jaera* am Aufbau verschiedener mesodermaler Organe teilnehmen (MC MURRICH 1895). — Die Aufteilung in drei auch funktionell eindeutig gesonderte Keimblätter beruht auf Tradition und ist heute sehr umstritten geworden. Dies gilt namentlich auch für deren funktionelle Spezifität.

Sekundäre Dotterpyramiden und sekundäre Dotterzellen sind miteinander funktionell liiert. Auch beim Hummer (*Homarus gammarus*), der neben unbedeutenden Vitellophagen sekundäre Dotterpyramiden ausbildet, finden sich sekundäre Dotterzellen, wenn auch in geringerer Anzahl als bei Astacus. Bei den sekundären Dotterpyramiden handelt es sich um hochspezialisierte Strukturen, welche sich nach der Dotteraufnahme nicht in definitive Darmorgane transformieren können. Ihr teilweise unter Mitwirkung von definitiven Darmteilen (Mitteldarm, Mitteldarmdrüse) erfolgender rascher Abbau wird durch den besonderen Zelltyp der sekundären Dotterzellen ergänzt. Es wäre zudem denkbar, dass Mitteldarmdrüsensekrete, welche durch die temporäre Öffnung zwischen Dottersacklumen und

Haemocoel hinausgewandert sind, in die Leibeshöhle gelangte Dotterpyramidenanteile gleichfalls andauen könnten.

Nach neuesten, noch unveröffentlichten Untersuchungen lassen sich sekundäre Dotterzellen, wenn auch in bescheidenerer Anzahl, ebenfalls bei Arten mit dominierenden Vitellophagen (z.B. *Homarus*, *Acanthonyx*, *Maja*, *Pisa*, *Macropodia*, *Galathea* und wahrscheinlich *Polycheles*) nachweisen. Sie spielen dort aber eine wesentlich geringere Rolle als beim Flusskrebs. Entgegen den nicht transformierbaren sekundären Dotterpyramiden von *Astacus* können sich Vitellophagen oft unter Dotterabgabe ins definitive Mitteldarmdrüsenepithel umwandeln. Damit entfällt hier die Notwendigkeit zur Ausbildung von besonderen Zellen zur Aufarbeitung der umfangreichen, in rein transitorische Zellen eingeschlossenen Dottermengen.

Bisher wurde, wie schon erwähnt, der als einphasig bezeichnete Entwicklungsweg von *Astacus* einerseits als Typus der Decapoden und andererseits als ursprünglich taxiert. Beide Einschätzungen scheinen uns falsch. Die meisten Ontogenesen der zehnfüssigen Krebse sind durch Vitellophagen charakterisiert. Bisher sind über 40 Decapodenentwicklungen mit Vitellophagen bekannt (vgl. FIORONI). Der bezüglich der späteren Entwicklung noch nicht untersuchte *Lucifer* (vgl. BROOKS 1882) macht neben *Astacus* und *Jasus* davon die einzige Ausnahme. Unter den übrigen malacostraken Krebsen ist sonst unter den Arten ohne Vitellophagen nur noch *Anaspides* (vgl. HICKMAN 1934) durch ein invaginierendes dotterhaltiges Entoderm charakterisiert. Hier obliteriert freilich das Lumen des Dottersackes und dessen Zellen können sich unter Epithelialisierung in definitive Mitteldarmdrüsenzellen umwandeln.

Die Aufteilung des Entoderms in eine lokalisierte Entodermanlage und oft in mehreren Phasen sich detachierende, temporär voneinander isolierte Vitellophagen stellt sicher nicht den ursprünglichsten Modus dar. Andererseits ist die Spezialisierung der Vitellophagen bei manchen Arten reversibel; sie können sich ja unter geweblicher Transformation und Dotterabgabe in definitive Darmstrukturen umformen. Bei *Astacus* mag dem gegenüber die Beibehaltung der Invagination und der Urdarmhöhle als primär gelten. Die damit verbundene Ausbildung von nicht mehr transformierbaren sekundären Dotterpyramidenzellen und die wohl durch diese bedingte grosse Zahl von sekundären Dotterzellen spricht für starke Abgeleitetheit.

Unseres Erachtens finden sich somit unter den rezenten Decapoden zwei unabhängig voneinander zu hoher Spezialisierung führende Evolutionslinien der Dotterbewältigung. Der Typ von *Astacus* ist dabei entgegen den dominierenden „Vitellophagen-Entwicklungen" als Ausnahme zu taxieren.

Neben den larvalen Schalenhaken, den Telsonstacheln und der noch pigmentarmen, unbehaarten Haut weisen die sekundären Dotterpyramiden und die sekundären Dotterzellen von *Astacus* auf echt larvale Bildungen hin. Die oft analog

wie bei den Gastropoden mit intrakapsulärer Entwicklung (vgl. FIORONI 1966) auch für innerhalb der Eihüllen ablaufende Krebsontogenesen verwendete Bezeichnung der „direkten Entwicklung" ist damit zu verwerfen. Die erste postembryonale Zeit zeigt hinsichtlich des Verhaltens bis gegen die erste Häutung noch typisch embryonale Züge, indem die Junglarven noch nicht auf Reize reagieren können; Schreitbeine, Scheren und Statocysten sind noch nicht funktionsfähig (vgl. BAUMANN und BIEBER). Die reichen, in der frühen Postembryonalperiode noch vorhandenen Dotterreserven ermöglichen die Weiterentwicklung der Junglarve, welche infolge fehlender Kauladen an den Mandibeln zur Nahrungsaufnahme noch unfähig ist.

Abschliessend sei betont, dass manche Avertebraten (z. B. Gastropoden, Cephalopoden, Crustaceen, etc.) mit innerhalb der Eihüllen ablaufender Entwicklung im Schlüpfmoment vergleichbare Organrelationen aufweisen. Die Schlüpfstadien wirken äusserlich adultähnlich; der Darmtrakt zeigt aber infolge seiner Nährstoffreserven noch larvale Züge, und das Nervensystem zeichnet sich durch ein stark positiv allometrisches Wachstum aus.

ZUSAMMENFASSUNG

Die mit der Dotteraufnahme und dem Dotterabbau liierten Organe von *Astacus* werden geschildert. Die aus einer entodermalen Invagination hervorgegangenen sekundären Dotterpyramiden nehmen allen Dotter von aussen her auf. Später entlassen sie Dottersubstanzen ins Mitteldarmlumen. Bei ihrer zusätzlich erfolgenden peripheren Dedifferenzierung werden dadurch freiwerdende Dotter- und Plasmabestandteile durch besondere sekundäre Dotterzellen phagocytiert und in manchen Teilen des Keims, besonders intensiv an die Epidermis, verteilt. Mit der ersten postembryonalen Häutung (meist am 10. bis 17. Tag) ist der Dotterabbau in der Regel beendet.

RÉSUMÉ

Le présent travail est consacré aux organes entodermiques d'*Astacus* impliqués dans la résorption et l'élimination du vitellus. Les pyramides vitellines secondaires issues d'une invagination entodermique résorbent toutes les réserves vitellines qui se trouvent à l'extérieur de l'intestin moyen. Plus tard elles libèrent d'une part des substances vitellines dans le lumen de l'intestin moyen; d'autre part, elles dégénèrent par une dédifferentiation périphérique. Les substances plasmatiques et vitellines ainsi libérées sont phagocytées par des cellules vitellines secondaires. Ces cellules se répandent dans différentes parties de l'embryon, mais s'accumulent surtout sous l'épiderme. Au moment de la première mue postembryonnaire (entre le 10^{e} et le 17^{e} jour), le vitellus a complètement disparu.

Summary

The organs of *Astacus* concerned with the resorption and the destruction of the yolk have been studied. The secondary yolk pyramides which derived from the entodermal invagination engulf all the yolk from the exterior parts of the embryo and release it latter into the midgut-cavity. Additional peripherical dedifferentiation of the secondary yolk pyramides liberates yolk substances and cytoplasm which are ingested by specialized secondary yolk cells. These cells migrate to different regions in the embryo and accumulate there, especially beneath the epidermal layer of the carapax. With the first postembryonic moult (between the 10th and 17th day) all the yolk has disappeared.

Verzeichnis der Abkürzungen in den Abbildungen:

A	Anlage
Aa	Arteria abdominalis
AZ	A-Zelle (=junge sekundäre Dotterzelle)
dB	dorsaler Mitteldarmblindsack
Bg	Blutgefäss
Bp	Basalplasma (der sekundären Dotterpyramide)
BZ	B-Zelle (=sekundäre Dotterzelle mit einer kleinen Vakuole)
Ca	Cardiateil des Magens
Cf	Carapaxfalte
Ch	Chromatin
Cp	Caudalpapille
CZ	C-Zelle (=sekundäre Dotterzelle mit mehreren grösseren Vakuolen)
Di	Dilatatoren (der Oesophagealmuskulatur)
DI	Darminhalt
s Dp	sekundäre Dotterpyramiden
i DS	intraembryonaler Dottersack (mit ventralen (v) und dorsalen (d) Säcken)
DZ	D-Zelle (=sekundäre Dotterzelle mit zu einem grossen Hohlraum verschmolzenen Vakuolen)
s DZ	sekundäre Dotterzellen
Ed	Enddarm
Ep	Epidermis
Epl	Entodermplatte
FZ	Fermentzellen (=Blasen- oder Stützzellen der Mitteldarmdrüse)
G	Ganglien
Ga	Gastrolith
H	Herzkammer
Hl	Haemolymphe (=Blutflüssigkeit im Blutlakunensystem)
K	Konstriktoren (der Oesophagealmuskulatur)
deg Ke	sich auflösende Kerne der sekundären Dotterpyramiden
Ke Va	Kernvakuolen (der Kerne der sekundären Dotterpyramiden)
M	Muskulatur
Mi	Mitose (Kernteilung)
Md	Mitteldarm
Mddr	Mitteldarmdrüse
Oe	Oesophag
P	Perikard
Py	Pylorusteil des Magens
R	Ringfalte zwischen Mittel- und Enddarm
RZ	Resorptionszelle (der Mitteldarmdrüse)
SZ	Stützzelle (mesodermal; in Carapaxfalte)
V	Vitellus (Dotter)

LITERATURVERZEICHNIS

BALSS, H. 1940-1944. *Decapoda. Morphologischer Teil.* In: Bronn's Kl. Ord. Tierr. 5,1· Abt. 7. Buch: 22-669.

BAUMANN, H. 1932. *Die postembryonale Entwicklung von Potamobius astacus L. bis zur zweiten Häutung.* Z. wiss. Zool. 141: 36-51.

BIEBER, A. 1940. *Beiträge zur Kenntnis der Jugendphasen des Flusskrebses Astacus fluviatilis (Rond.) L.* Rev. Suisse Zool. 47: 389-470.

BOBRETZKY, N. 1873. *Abhandlung über die Entwicklung von Astacus und Palaemon* (russisch), Kiew.

BROOKS, W. K. 1882. *Lucifer. A study in morphology.* Phil. Trans. Roy. Soc. London 173: 57-137.

VON BUDDENBROCK, W. 1956. *Ernährung, Wasserhaushalt und Mineralhaushalt der Tiere.* Vgl. Physiol. 3, Basel und Stuttgart (Birkhäuser).

DANINI, E. S. 1924. *Über den morphologischen Bestand des Bindegewebes von Crustaceen.* Bull. Inst. Rech. Biol. Perm. 8: 169-180.

— 1925. *Beiträge zur vergleichenden Histologie des Blutes und des Bindegewebes. III. Über die endzündliche Bindegewebsneubildung beim Flusskrebs (Potamobius leptodactylus).* Z. mikr. anat. Forsch. 3: 558-608.

— 1927. *Beiträge zur vergleichenden Histologie des Blutes und des Bindegewebes. VI. Experimentell-histologische Untersuchungen über das Verhalten der Blutgefässwand beim Flusskrebs (Potamobius leptodactylus L.).* Z. mikr. anat. Forsch. 11: 565-597.

DAWYDOFF, C. 1928. *Traité d'embryologie comparée des Invertébrés.* Paris (Masson).

FIORONI, P. 1966. *Zur Morphologie und Embryogenese des Darmtraktes und der transitorischen Organe bei Prosobranchiern (Mollusca, Gastropoda).* Rev. Suisse Zool. 73: 621-876.

— *Am Dotteraufschluss beteiligte Organe und Zelltypen bei höheren Krebsen; der Versuch zu einer einheitlichen Terminologie.* Zool. Jb. (Anat.) (im Druck).

— und A. PORTMANN. 1968. *Zur Morphogenese der Verdauungsorgane und der Larvalorgane von Fusus (Gastropoda, Prosobranchia).* Rev. Suisse Zool. 75: 833-882.

FULINSKY, B. 1908. *Zur Embryonalentwicklung des Flusskrebses.* Zool. Anz. 33: 20-28.

GOODRICH, A. L. 1939. *The origin and fate of the entoderm elements in the embryogeny of Porcellio laevis Latr. and Armadillidium nasutum B.L. (Isopoda).* J. Morph. 64: 401-429.

HICKMAN, V. V. 1936. *The embryology of the syncarid Crustacean Anaspides tasmaniae.* Pap. Roy. Soc. Tasmania: 1-36.

JORDAN, H. J. 1929. *Allgemeine vergleichende Physiologie der Tiere.* Berlin und Leipzig (de Gruyter).

KAESTNER, A. 1967. *Lehrbuch der Speziellen Zoologie.* Bd. 1,2. Teil, Stuttgart (Fischer).

LEREBOULLET, A. 1862. *Recherches d'embryologie comparée sur le développement du brochet, de la perche et de l'écrevisse.* Mém. Acad. Sci. Inst. Impér. France, Paris 17: 447-805.

MCMURRICH, J. P. 1895. *Embryology of the Isopod Crustacea.* J. Morph. 11: 63-154.

MORIN, I. 1866. *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebses* (russisch). Zapiskr. Nowoross. Obsrcz. Jesteswoipytar. Odessa.

VON ORELLI-SCHÜTZ, E. 1961. *Untersuchungen über die Entwicklung von Spinnen. Mit besonderer Berücksichtigung der Histogenese des Mitteldarms.* Verh. Natf. Ges. Basel 72: 265-319.

RATHKE, H. 1829. *Über die Bildung und Entwicklung des Flusskrebses.* Leipzig.

REICHENBACH, H. 1877. *Die Embryonalanlage und erste Entwicklung des Flusskrebses.* Z. wiss. Zool. 29: 123-196.

— 1886. *Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebses.* Abh. Senck. Ges. Frankfurt am Main 14: 1-135.

SCHIMKEWITSCH, W. M. 1885. *Einige Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte des Flusskrebses.* Zool. Anz. 8: 303-304.

— 1886. *Einige Beobachtungen über die Entwicklung von Astacus leptodactylus.* Nachr. Kais. Ges. Freunde Natw. Moskau 50: 176-180.

WEBER, H. 1954. *Grundriss der Insektenkunde.* 3. Aufl. Stuttgart (Fischer).

ZEHNDER, H. 1934. *Über die Embryonalentwicklung des Flusskrebses.* Acta Zool. 15: 261-408.

Tome 76, nº 48 — Décembre 1969

Xanthias punctatus (H. Milne Edwards), nouvel hôte pour *Gigantione moebii* Kossmann

par

Roland BOURDON

Station biologique, Roscoff

avec 3 figures dans le texte

Ayant eu l'occasion d'examiner un Crabe parasité appartenant au Muséum d'Histoire naturelle de Genève, nous avons trouvé dans la boîte contenant le spécimen une étiquette mentionnant qu'un *Xanthias (=Xantho) punctatus* (H. Milne Edwards) présentait également une bosse sur la carapace. Aucun Bopyridae n'étant connu sur ce dernier Décapode, le Dr Bernd HAUSER a bien voulu accéder à notre demande et rechercher dans ses Collections le *X.punctatus* en question. Nous le prions d'accepter nos sincères remerciements pour son extrême obligeance.

Sur treize de ces Xanthidae provenant de l'île Maurice conservés à sec [1], un couple et une femelle adulte de *Gigantione moebii* Kossmann (1881) ont pû être récupérés. Nous profiterons de cette Note destinée à signaler la présence de l'espèce sur un second hôte pour complèter sa description.

FEMELLE (fig. 1)

Mensurations.— Longueur sans les uropodes: 8,7 mm; largeur au quatrième segment thoracique (entre le bord externe des bosses latérales): 7,1 mm; longueur du pléon: 2,7 mm. Indice d'asymétrie: 9°.

Céphalon non fissuré sur la face dorsale, mais deux lobes céphaliques présents sur les côtés de la tête. *Antennules* (fig. 2, *a*) triarticulées, le segment basilaire

[1] Collection de De Saussure: M. Robillard collecteur, date inconnue. C'est L. Zehntner qui remarqué que les *Xanthias* étaient infestés (Dr HAUSER, *in litt.*).

formant une sorte de grande lame en demi-lune aplatie pouvant être soulevée; *antennes* de cinq articles. *Maxillipèdes* (fig. 2, *b*) sans palpe, presque arrondis, entourés de soies plumeuses. *Bord postérieur* (fig. 2, *c*) pourvu d'une seule paire de lamelles lisses; la partie médiane sans tubercules, mais avec deux petites digitations divergentes accolées au centre.

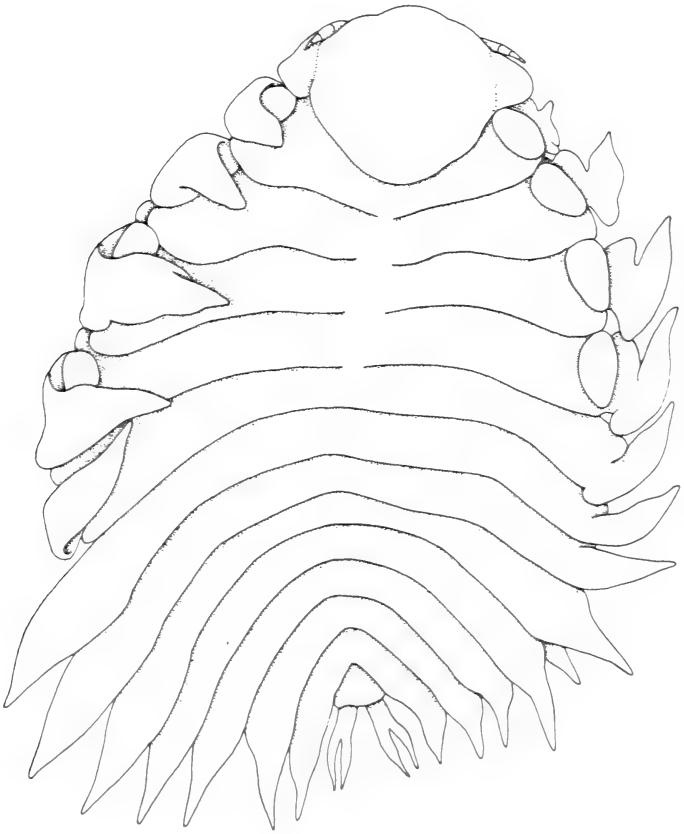


FIG. 1.

Gigantione moebii Kossmann.— Femelle adulte, face dorsale.

Péréion légèrement soudé au milieu des cinq premiers segments. *Bosses latérales :* quatre paires bien distinctes. *Plaques coxales* sur tous les somites, pointues distalement et de longueur croissante, plus développées sur le côté déformé où la plupart des antérieures du côté gauche sont repliées sur la face dorsale du thorax. *Marsupium* complètement clos. *Oostégites.* Première paire (fig. 2, *d*). Partie antérieure arrondie en avant, droite sur le bord externe qui est cilié; crête interne lisse formant une lame convexe libre dans sa moitié distale;

partie inférieure rectiligne, relativement étroite. Les autres plaques marsupiales sont très grandes et entièrement frangées de poils, ceux du bord postérieur étant les plus courts, sauf dans le dernier oostégite où c'est l'inverse. *Péréiopodes* (fig. 2, *e*) augmentant progressivement de taille vers l'arrière avec le propode réduit et une carène le long du bord supérieur du basipodite.

Pléon composé de six segments. *Plaques latérales* sur les cinq premiers somites, semblables aux dernières plaques coxales et, de même, plus courtes sur

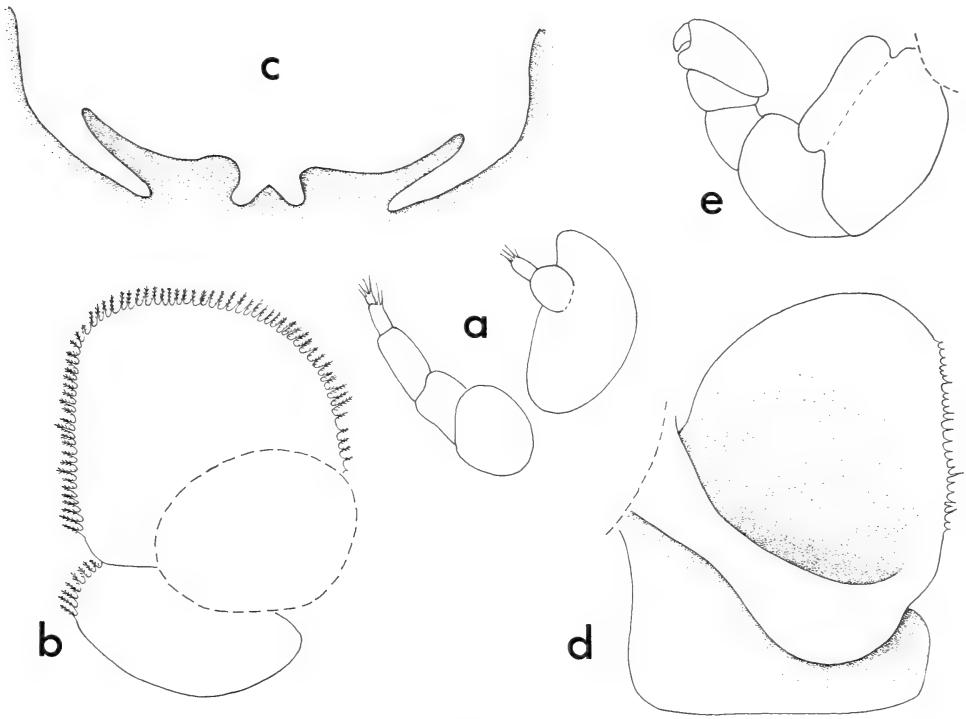


FIG. 2.

Gigantione moebii Kossmann.— Femelle: a, antennule et antenne; b, maxillipède; c, bord postérieur du céphalon; d, premier oostégite, face ventrale; e, péréiopode.

le côté non déformé. *Pléopodes* (fig. 3, *a-f*). La première paire avec l'exopodite très développé, recouvrant presque totalement les autres; l'endopodite porte sur son bord postérieur deux rangées contigües de tubercules. Les quatre suivantes, de taille décroissante, sont fortement digitées. Il est assez difficile de savoir si les pléopodes sont bi ou triramés, car dans la première paire l'exopodite forme deux lames acuminées dont les extrêmités ont une direction opposée et les deux suivantes montrent une digitation médiane importante. *Uropodes* pédonculés et biramés ne dépassant pas les dernières plaques latérales.

Mâle

Mensurations.— Longueur sans les uropodes: 2,0 mm environ; largeur au cinquième segment thoracique: 0,7 mm; longueur du pléon: 0,7 mm.

Céphalon distinct du thorax. *Antennules* (fig. 3, *g*) triarticulées, *antennes* à cinq articles. *Maxillipèdes* coniques, surmontés d'un poil.

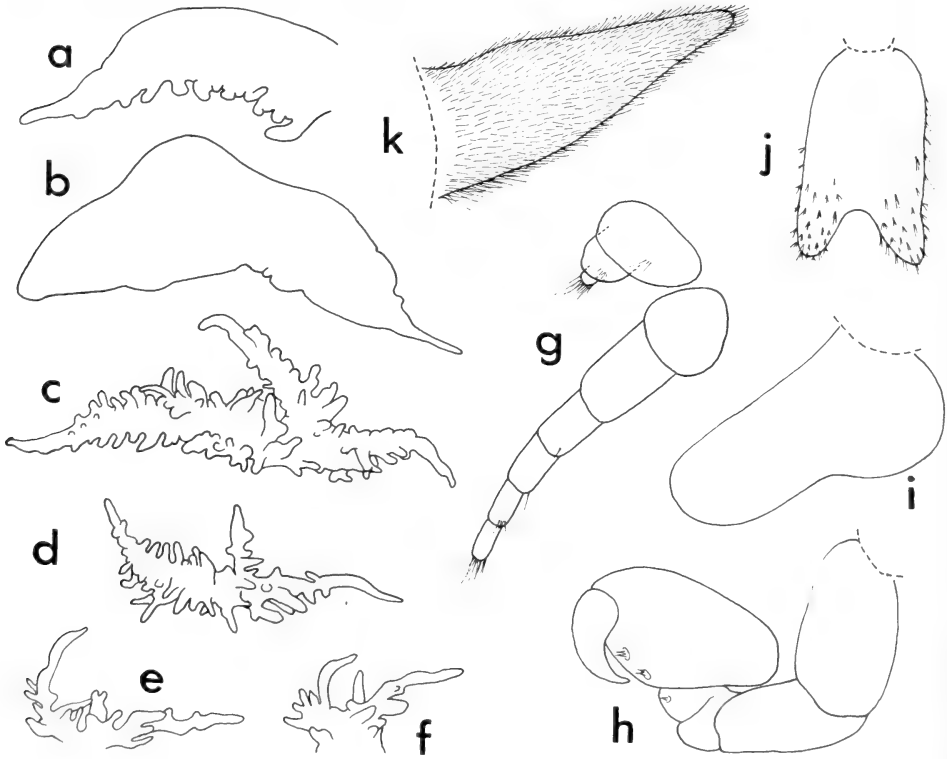


Fig. 3.

Gigantione moebii Kossmann.— Femelle: a, endopodite du premier pléopode; b, exopodite du même; c-f, pléopodes 2-5; k, ornementation pileuse d'une plaque coxale. Mâle: g, antennule et antenne; h, péréiopode; i, pléopode; j, uropode.

Péréion. Péréiopodes (fig. 3, *h*) avec dactyle et propode robustes, ce dernier un peu plus fort dans PI. Pas de *tubercules médio-ventraux.*

Pléon de six segments. *Pléopodes* (fig. 3, *i*): cinq paires diminuant d'importance vers l'arrière, libres et dirigés obliquement vers la ligne médiane du corps, tous postérieurement bilobés. *Uropodes* (fig. 3, *j*) uniramés, plus grands que les pléopodes antérieurs et profondément échancrés, avec de nombreux groupes de poils sur les bords et sur la partie inférieure.

Variation

La seconde femelle (6,1 mm) correspond presque en tous points à la première, à l'exception qu'aucune trace de fusion médiane est visible sur le thorax. D'autre part, les plaques coxales et latérales sont entièrement recouvertes d'un feutrage pileux (fig. 3, *k*); il est probable qu'une ornementation identique existait sur l'autre spécimen, mais que le traitement plus prolongé dans l'acide lactique ait occasionné la chute des poils.

Remarques systématiques

Ce parasite est sans conteste un *Gigantione*, genre qui infeste les Xanthidae et se reconnait très aisément par son faciès typique, la possession fréquente de lobes céphaliques latéraux, les maxillipèdes arrondis bordés de soies particulières et dépourvus de palpe, le développement considérable des plaques thoraco-abdominales dont certaines ordinairement rabattues sur le péréion et les petits uropodes pédonculés.

Des sept espèces actuellement connues, le Bopyridae des *Xanthias punctatus* (H. Milne Edwards) ressemble beaucoup à *G.moebii* Kossmann (1881), la première forme décrite, également trouvé à l'île Maurice sur *Xantho (Ruppelia) impressus* De Haan. Il présente, toutefois, quelques petites différences morphologiques avec le générotype: (femelle) lobes de la tête moins saillants et plus triangulaires, maxillipèdes non parfaitement arrondis, seuls les segments thoraciques I-V fusionnés au milieu dans un exemplaire, tous distincts dans l'autre, plaques coxales du côté le plus long plus aigües, endopodite de la première paire de pléopodes grossièrement tuberculé et non finement digité; (mâle) maxillipèdes à un seul article, pléopodes et uropodes bilobés sur le bord postérieur. Mais ces différences paraissent minimes et l'on peut présumer qu'elles entrent dans le rang de la variabilité intra-spécifique.

Par contre, l'absence de plaques latérales au sixième pléonite constitue un caractère beaucoup plus important. Malheureusement, si Kossmann (1881) les dit présentes dans son texte chez le parasite des *X.impressus*, sa figure montre qu'il n'y en a pas! Cette contradiction est évidemment des plus fâcheuses, car le *Gigantione* sp. de Danforth (1963)[1] et *G.giardi* Nobili (1907) étant pourvus de lames pleurales au pléotelson, on pourrait supposer que les Bopyridae respectifs des deux Crabes mauritiens diffèrent sous ce rapport. Cependant, nous croyons qu'il s'agit là d'une inadvertance de la part de Kossmann, car il est plus facile de

[1] L'identification générique du Bopyridae de *Xantho crassimanus* (A. Milne Edwards) décrit par cet auteur ne paraît pas présenter de problème.

faire un *lapsus* [1] que d'omettre de dessiner des appendices aussi visibles. C'est d'ailleurs ce qu'en pensait vraisemblablement aussi STEBBING (1910) puisque, tout en relevant ce point de désaccord, il indique dans la définition du genre la présence de plaques latérales sur les cinq premiers pléonites seulement, opinion que semble également partager SHIINO (1941) qui note uniquement *G.giardi* Nobili comme espèce en possédant six paires.

Admettant ainsi constituée la structure du pléon de *G.moebii*, nous pensons dès lors pouvoir considérer les parasites du Musée de Genève comme appartenant à cette espèce. Outre les deux formes ci-dessus mentionnées, les autres représentants du genre se distinguent du *Gigantione* de Kossmann par: l'absence de lobes latéro-céphaliques (*G.rathbunae* Stebbing, 1910, et *G.sagamiensis* Shiino, 1958), le bord postérieur du céphalon tuberculé (*G.bouvieri* Bonnier, 1900). Quant à *G.ishigakiensis* Shiino (1941), nous ne voyons pas trop comment le séparer de *G.moebii*. Le plus grand développement des lobes de la tête et des plaques latérales du côté déformé de l'abdomen de la femelle paraissent un critère distinctif peu sûr; il en est de même pour la forme presque acuminée des uropodes du mâle (seule autre différence entre l'espèce nippone et les parasites de l'île Maurice), car chez *G.bouvieri*, BONNIER (1900) décrit ceux-ci comme régulièrement ovalaires et MONOD (1932) les figure échancrés, ce qui indique une certaine variation de ces appendices.

BIBLIOGRAPHIE

BONNIER, J. 1900. *Contribution à l'étude des Epicarides : les Bopyridae*. Trav. Stat. Zool. Wimereux, 8: 1-475.

DANFORTH, Ch. 1963. *First record of a Hawaian shore Bopyrid (Isopoda : Bopyridae)*. Journ. Parasitology, 49, n° 5: 847-850.

KOSSMANN, R. 1881. *Studien über Bopyriden. I. Gigantione moebii und allgemeines über die mundwerkzeuge der Bopyriden*. Zeitsch. Wissensch. Zool., 35: 652-665.

MONOD, Th. 1932. *Sur quelques Crustacés de l'Afrique occidentale (Liste des Décapodes mauritaniens et des Xanthidés ouest-africains)*. Bull. Comm. Et. hist. scient. A.O.F., 15, n° 2-3: 456-548.

NOBILI, G. 1907. *Ricerche sui Crostacei della Palmesia. Decapodi, Stomatopodi, Anisopodi e Isopodi*. Mem. Acc. Sci. Torino, 57: 351-430.

SHIINO, S. E. 1941. *Further notes on Bopyrids from Kyûsyû and Ryûkyû*. Annot. Zool. Japon., 20, n° 3: 154-158.

— 1958. *Note on the Bopyrid fauna of Japan*. Rep. Fac. Fish. Pref. Univ. Mie, 3, n° 1: 29-73.

STEBBING, T. R. R. 1910. *Isopoda from the Indian Ocean and British East Africa*. Trans. Linn. Soc. London, Zoology, 14: 83-122.

[1] La même remarque peut s'appliquer à BONNIER (1900) qui écrit dans sa diagnose générique « la femelle mature possède des lames pleurales sur tous les somites, tant ceux du thorax que de l'abdomen » tandis que dans la description de sa propre espèce, *G.bouvieri*, il note en parlant de ces dernières « elles n'existent que sur les cinq premiers segments ».

Tome 76, n° 49 — Décembre 1969

The types of the Lamarck Collection in the Museum d'Histoire Naturelle in Geneva. Recent Mollusca of the Genera *Mitra*, *Columbella* (part) and *Cancellaria* (part).[1]

by

W. O. CERNOHORSKY
Auckland Institute & Museum

With 58 figures

Introduction

During the month of May 1968, I had the opportunity to examine Lamarck's collection of Mitridae in the Museum d'Histoire Naturelle in Geneva. In order to evaluate the collection and status of type-specimens, the historical background of the collection should be taken into consideration.

Lamarck's private molluscan collection was sold in 1830 to Prince Masséna, the Duc de Rivoli, who subsequently sold the collection to Baron Benjamin de Lessert (1773-1847). The collection was inherited by his brother F. de Lessert, and on his death the collection was donated to the Museum of Geneva by his descendants. At this time, several other prominent collections were incorporated in the de Lessert collection: those of Hwass, de Lamarck, Prince Masséna and M. Solier de la Touche. Segregation of Lamarck's types has proved a difficult task at times.

Lamarck's personal copy of the seventh volume of the " Histoire naturelle des animaux sans vertèbres " reached the Museum with the collections. The copy was

[1] For preceding parts in this series, see G. Mermod, Rev. suisse Zool.: (1947), 54: 155-217; (1950), 57:687-756; (1951), 58:693-753; (1952), 59:23-97; (1953), 60:131-204, and G. Mermod & E. Binder, (1963), 70:127-172.

originally purchased from the Lamarck estate by an unknown English buyer. The new owner prepared an interleaved, handwritten English title, and summarized the described taxa which yielded 38 genera, 1413 species, 4185 specimens and 407 non-descript species. This copy, subsequently purchased by B. de Lessert, bears Rosalie de Lamarck's annotations in black ink on the left hand margin. These marginal notes indicate the number of specimens present in her father's collection and sometimes taxonomic annotations. Undocumented specimens from the other collections have sometimes been added to Lamarck's syntype series, and R. de Lamarck's marginal annotations are a useful guide in the segregation of Lamarck's types.

The Selection of Types

Lamarck's monograph on the family Mitridae appeared in the Annales du Muséum d'Histoire Naturelle Paris (1811). No holotype designations were made by the author in this work, but the dimension for a single specimen was given in " mm ", or a size range was indicated in the case where a description was based on several specimens. The Mitridae were re-described in the seventh volume of the " Animaux sans vertèbres " (1822), where only a few species were added, others synonymized, and some described in the genus *Columbella* and *Cancellaria*. In this particular work, the measurement for a given specimen or specimens was expressed in pouces (27.0 mm) or lignes (2.25 mm). These measurements generally compare fairly well with the dimensions cited in 1811.

Provided that a described species is based on a single specimen, and is indicated in a mss. note by R. de Lamarck at the margin, this specimen is considered to be the holotype. Lamarck did not select a " type " or use an equivalent expression nor set aside a specimen to represent the species he described. Under article 73(c) of the International Code of Zoological Nomenclature (1964), all specimens of the type-series are of equal rank, and a lectotype has to be selected. Every attempt has been made to designate as lectotype the single specimen for which Lamarck provided a measurement, or which has been illustrated in the " Tableau Encyclopédique et Méthodique " (1798). Several of Lamarck's types were also illustrated by Kiener (1838).

Lamarck's descriptions of new species of Mitridae were based on specimens from his private collection and also from the Museum collection of the Museum d'Histoire Naturelle in Paris (see Appendix). The latter types are in the Paris Museum, but it appears that some of these types can no longer be traced.

In the account which follows, the species sequence is not alphabetical, but is arranged in the same order as the species appeared in the first mitrid monograph of 1811, and are numbered from 1 to 80. Lamarck's original locality and dimension indication are cited, and R. de Lamarck's mss. notes on the number of specimens extant in the Lamarck collection are appended. Species described prior to Lamarck

by other authors and only enumerated by him in his monograph, have been omitted from the list.

In the discussion of the species, comments are made on the synonymy, generic assignement and geographic distribution. The three dimensions given for all types throughout the paper represent the length × width × height of aperture of a specimen, expressed in " mm ".

Mitra pontificalis Lamarck, 1811
(Fig. 1)

1798. Tabl. Encycl. Méth., pl. 370, fig. 2 a, b (figd. paralectotype)

1811. *Mitra pontificalis* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:198, No.3

1822. *Mitra pontificalis* Lamarck, Anim. s. vert., 7:300

L'Océan des grandes Indes; mon cabinet; length 57 mm; mss. 5 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 3 specimens.

Dimensions	Length	Width	Height of Aperture
Lectotype No. 1108/5/1 (Fig. 1)	56.4	20.5	29.0
Paralectotype No. 1108/5/2	46.8	19.9	24.6
Paralectotype No. 1108/5/3	41.4	18.5	24.0

The selected lectotype has 8 whorls and a worn protoconch; it is creamy-white in colour, ornamented with large orange maculations. Sculpture consists of deeply punctate spiral striae, and sutural coronations; the siphonal fasciole is calloused and spirally corded. Aperture moderately wide, smooth within, labial lip immature and the columella has 4 folds.

Mitra pontificalis is a synonym of *M. stictica* (Link 1807), a species which is widely distributed throughout the tropical Indo-Pacific.

Mitra puncticulata Lamarck, 1811
(Fig. 2)

1811. *Mitra puncticulata* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:198, No. 4

1822. *Mitra puncticulata* Lamarck, Anim. s. vert., 7:300

L'Océan Indien; mon cabinet; length 37 or 38 mm; mss. 1 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 1 specimen.

The holotype No. 1102/43: 38.8 × 15.5 × 23.5 mm (Fig. 2) is extant in the collection. The specimen has 7 whorls and a worn apex; it is off-white in colour,

ornamented with orange-brown zones and darker brown streaks within the zones. Sculpture consists of *ca.* 14 deeply punctate spiral grooves on the body whorl and 4 on the penultimate whorl; the sutures are spinosely crenulate. Aperture is moderately narrow, smooth within, the labial lip is bluntly crenulate and the columella has 4 folds.

The figure from the Encycl. Méth., (pl. 370, fig. 5) has inadvertently been cited by Lamarck for *M. puncticulata*, whereas it should have been included in the synonymy of the following species, i.e. *M. millepora*. Kiener's illustration of *M. puncticulata* (pl. 7, fig. 20), does not quite match Lamarck's holotype in shell-shape; this may be due to the different viewing aspect of the illustration.

Lamarck's species is the *M. puncticulata* auctt.; the species has an Indo-West Pacific distribution.

Mitra millepora Lamarck, 1811
(Fig. 3)

1798. Tabl. Encycl. Méth., pl. 370, fig. 5 (cited in error for *M. puncticulata*)

1811. *Mitra millepora* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:198, No. 5

1822. *Mitra millepora* Lamarck, Anim. s. vert., 7:301

1838. *Mitra millepora* Lamarck, Kiener, Spéc. gén. icon. coq. viv., p. 11, pl. 7, fig. 19

L'Océan indien; mon cabinet; length 50 mm; mss. 2 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 3 specimens.

Dimensions	Length	Width	Height of Aperture
Lectotype No. 1102/44/2 (Fig. 3)	50.6	20.4	29.0
Paralectotype No. 1102/44/3	40.9	15.4	24.9

The selected lectotype is an immature specimen with 6 whorls and a missing apex; the basic colour is brown, and ornamentation consists of irregularly placed white maculations and streaks. Sculpture consists of *ca.* 17 deeply punctate spiral striae on the body whorl and 7-8 on the penultimate whorl; the sutures are finely crenulate and the siphonal fasciole has 4 weak spiral cords. The aperture is moderately wide, smooth within, the labial lip immature and crimped; the columella has 5 folds.

The third specimen in the Lamarck collection is an undocumented specimen, 46.7 mm in length.

Mitra millepora is a synonym of *M. imperialis* RÖDING, 1798; the species is widely distributed throughout the tropical Indo-Pacific.

Mitra archiepiscopalis Lamarck, 1811
(Fig. 4)

1798. Tabl. Encycl. Méth., pl. 369, fig. la, b

1811. *Mitra archiepiscopalis* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:199, No. 7

1822. *Mitra archiepiscopalis* Lamarck, Anim. s. vert., 7:302

L'Océan indien; mon cabinet; length 5 cm; mss. 1 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 1 specimen.

The extant specimen in the collection is the holotype No. 1102/45: 47.7× 20.6×30.2 mm. The specimen has 8 whorls and a missing protoconch; it is off-white in colour, ornamented with spirally arranged dark red spots. Sculpture consists of 25 close-set spiral rows of punctations on the body whorl and 9 on the penultimate whorl; the siphonal fasciole has *ca.* 10 spiral cords. Aperture is moderately wide, smooth within, labial lip is thick and finely crenulate and the columella has 5 folds. The number " 7 " is written within the aperture.

Mitra archiepiscopalis is a synonym of *M. cardinalis* (Gmelin, 1791); the species is widely distributed throughout the tropical Indo-Pacific.

Mitra versicolor Lamarck, 1811

1784. *Mitra versicolor* Martyn, Univ. Conchologist, pl. 23, 2 figs. *(non binomial)*

1811. *Mitra versicolor* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:200, No. 8

1822. *Mitra versicolor* Lamarck, Anim. s. vert., 7:302 (22¾ lig.=51.2 mm)

Les mers de la Nouvelle-Hollande (Péron), les côtes des îles des Amis; mon cabinet; length 51 mm; mss. 2 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 5 specimens.

The 5 specimens extant in the collection are undocumented type-material which may have originated from the de Lessert collection. The smallest, immature specimen measures 37.8 mm in length, and the smallest adult specimen 56.6 mm; the 3 remaining specimens are all larger, and Lamarck's 51 mm specimen is not among them. Since we cannot be certain that any of the 5 specimens are original type-material, the selection of a lectotype has been omitted in this instance. The 5 specimens in the collection are the species *Mitra nubila* (Gmelin, 1791).

Mitra ferruginea Lamarck, 1811
(Fig. 5)

1811. *Mitra ferruginea* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:200, No. 10

1822. *Mitra ferruginea* Lamarck, Anim. s. vert., 7:303 (13½ lig.=30.4 mm)

Habite...; Coll. Mus.; length 46.0 mm; mss. 1 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 4 specimens.

The type of *M. ferruginea* was described from the collection of the Muséum d'Histoire Naturelle, Paris, but one syntype " 30.4 mm " in length, remained in Lamarck's private collection. The collection now contains 4 specimens of *M. ferruginea*: 1 specimen ex-Sollier collection 39.4 mm (the letter " S " is marked inside the aperture), 2 undocumented specimens 38.6 and 36.9 mm in length, and Lamarck's syntype. The syntype No. 1102/47/4: 29.5×11.4×15.4 mm, is here designated as the paralectotype. The specimen is somewhat faded and has 9 whorls and a worn protoconch; it is yellowish-white in colour, ornamented with broad, brown axial streaks. Sculpture consists of 12 elevated spiral cords on the body whorl and 4 on the penultimate whorl; interstices of cords are axially striate. Aperture is moderately narrow, smooth within, the labial lip is thick and crenulate and the columella has 5 folds.

Lamarck described a var. B of *M. ferruginea* which he based on an illustration in CHEMNITZ (1795, Vol. 11, pl. 177, figs. 1709-10). The depicted species is the *Mitra contracta* SWAINSON, 1820.

Lamarck's species is the *M. ferruginea* auctt.; it is a common species widely distributed throughout the tropical Indo-Pacific.

Mitra terebralis Lamarck, 1811
(Fig. 6)

1811. *Mitra terebralis* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:201, No. 11

1822. *Mitra terebralis* Lamarck, Anim. s. vert., 7:303

1838. *Mitra terebralis* Lamarck, Kiener, Spéc. gén. icon. coq. viv., p. 23, pl. 8, fig. 21

Habite...; mon cabinet; length 8 cm (3 pouces); mss. 1 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 3 specimens.

Lamarck's holotype can easily be separated from the other two undocumented specimens which measure 68.5 and 65.1 mm respectively. The holotype No. 1102 48/2: 80.9×24.0×34.9 mm, has 8 whorls and a worn protoconch; it is cream in colour, ornamented with dark brown axial streaks. Sculpture consists of *ca.* 30 somewhat nodulose spiral cords on the body whorl and 8 on the penultimate whorl; these cords are bisected by irregular longitudinal striae. Aperture is moderately wide, smooth within, the labial lip is immature and crimped and the columella has 6 folds.

Lamarck's species is a synonym of *Mitra incompta* (LIGHTFOOT, 1786); the species occurs in widely scattered localities throughout the tropical Indo-Pacific.

Mitra adusta Lamarck, 1811
(Fig. 7)

1798. Tabl. Encycl. Méth., pl. 369, figs. 5 a, b
1811. *Mitra adusta* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:201, No. 12
1822. *Mitra adusta* Lamarck, Anim. s. vert., 7:303

Les côtes de Timor; length 7 cm; mss. 3 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 1 specimen.

The only extant specimen of *M. adusta* No. 1107/92/2: 70.6×23.1×37.2 mm, is designated as the lectotype. The specimen is immature, and has 7 whorls and a worn protoconch; it is creamy-white in colour, ornamented with broad, dark brown axial streaks. Sculpture consists of *ca.* 24 finely punctate spiral grooves on the body whorl and 9 on the penultimate whorl; the sutures have longitudinal crenules, and close-set longitudinal striae override the cords and grooves. The siphonal fasciole has 8 spiral cords. Aperture is moderately narrow, smooth within, the labial lip is immature and crimped and the columella has 5 folds.

Lamarck's species is a synonym of *Mitra eremitarum* RÖDING, 1798; this species is widely distributed throughout the tropical Indo-Pacific.

Mitra flavofusca Lamarck, 1811
(Fig. 8)

1811. *Mitra adusta* var. B, *Mitra flavo-fusca* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:201, No. 12

Les côtes de Timor (M. Péron); length 5 cm; mss. 6 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 1 specimen.

Mitra flavofusca was described by Lamarck as var. B of *M. adusta*, and was based on a smaller, more ventricose and mature specimen of *M. adusta*. The specimen No. 1107/93/2: 50.9×19.7×29.0 mm is here designated as the lectotype of *M. flavofusca*. The specimen is an adult example of *M. adusta* with the streak-like ornamentation faded to orange-brown and smaller crenules at the sutures. The labial lip is thick and crenulate and the columella has 5 folds.

Mitra flavofusca belongs in the synonymy of *M. eremitarum* RÖDING, 1798.

Mitra granulosa Lamarck, 1811
(Fig. 9)

1798. Tabl. Encycl. Méth., pl. 370, fig. 6
1811. *Mitra granulosa* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:201, No. 13
1822. *Mitra granulosa* Lamarck, Anim. s. vert., 7:304

L'Océan des grandes Indes (error!); mon cabinet; length 46-50 mm; mss. 5 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 1 specimen.

The specimen remaining in Lamarck's collection and figured in the Encycl. Méth., No. 1102/49: 45.4×17.1×19.9 mm, is here designated as the lectotype of *M. granulosa*. The specimen is rather worn and faded, and has 8 whorls and a worn apex; it is brown in colour, with occasional lighter coloured axial streaks. Sculpture consists of 13 granulose spiral cords and 18 nodulose axial ribs on the body whorl, and 4 cords and 16 axial ribs on the penultimate whorl. Aperture is narrow, whitish and smooth within and the labial lip is thick and chipped anteriorly; the columella has 4 folds plus 1 intermediate fold.

Lamarck's locality indication is erroneous; on the label accompanying the type, " Amérique? " has been inserted. The species lives in the Caribbean-Atlantic region, and *M. granulosa* Lamarck is a synonym of *M. nodulosa* (Gmelin, 1791).

Mitra crocata Lamarck, 1811
(Fig. 10)

1811. *Mitra crocata* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:202, No. 14

1822. *Mitra crocata* Lamarck, Anim. s. vert., 7:304

1838. *Mitra crocata* Lamarck, Kiener, Spéc. gén. icon. coq. viv., p. 89, pl. 27, fig. 85, 85

On la dit des Indes orientales (ex-M. Saulier=Sollier); mon cabinet; length 35 mm; mss. 1 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 1 specimen.

The specimen extant in Lamarck's collection is the holotype No. 1102/50: 33.3×13.8×15.0 mm. The specimen has 9 whorls and a worn protoconch; it is orange-brown in colour with a white and narrow peripheral band on the body whorl and a white spiral line next to the sutures on remaining whorls. The specimen has 9 angulate whorls and a missing protoconch, and is sculptured with 16 axial ribs on the body whorl and 18 ribs on the penultimate whorl; spiral grooves are prominent, the presutural ramp is nodulose and slopes upward towards the sutures. The labial lip is worn and chipped and lirate within; the columella has 4 folds.

Lamarck's species is the *Vexillum crocatum* auctt.; the species is widely distributed throughout the tropical Indo-Pacific.

Mitra nexilis Lamarck, 1811

1784. *Mitra nexilis* Martyn, Univ. Conch., Vol. 1, pl. 22, 2 figs. (*non binomial*)

1811. *Mitra nexilis* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:202, No. 16

Aux îles des Amis.

Lamarck was the first author to validate Martyn's non binomial *M. nexilis*. He did not own a specimen and copied the reference from Martyn. *Mitra nexilis* is a synonym of *Cancilla filaris* (Linnaeus, 1771), a species widely distributed throughout the tropical Indo-Pacific region.

Mitra olivaria Lamarck, 1811
(Fig. 11)

1798. Tabl. Encycl. Méth., pl. 371, figs. 3 a, b

1811. *Mitra olivaria* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:202, No. 17

1822. *Mitra olivaria* Lamarck, Anim. s. vert., 7:305

1838. *Mitra olivaria* Lamarck, Kiener, Spéc. gén. icon. coq. viv., p. 101, pl. 31, fig. 102, 102

Habite...; mon cabinet; length 49-50 mm; mss. 1 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 2 specimens.

Lamarck's holotype No. 1107/98/2 is one of the two extant specimens in the collection and measures 50.0×21.6×32.8 mm; the second specimen (No. 1107/98/1) is an undocumented specimen which was possibly added at a later date. The holotype has 8 whorls, is off-white in colour and ornamented with a narrow, interrupted dark brown spiral zone on the lower half of the body whorl and at the suture; apart from longitudinal growth striae and obsolete spiral grooves, the shell is almost smooth. The aperture is white in colour, smooth within, the labial lip is thickened and the columella has 5 prominent folds.

Mitra olivaria is a synonym of *Pterygia nucea* (Gmelin, 1791), a species which is widely distributed throughout the tropical Indo-Pacific. Kiener's locality indication " New Zealand " is erroneous.

Mitra scabriuscula Lamarck, 1811

1798. Tabl. Encycl. Méth., pl. 371, figs 5 a, b

1811. *Mitra scabriuscula* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:203, No. 18 (non *Buccinum scabriculum* Linnaeus, 1758)

1822. *Mitra scabriuscula* Lamarck, Anim. s. vert., 7:305

L'Océan des grandes Indes, les côtes des îles des Amis; mon cabinet; length 55 mm; mss. 1 ex.—Collection Lamarck, Geneva: None.

Lamarck credited the authorship of *Voluta scabriuscula* to Gmelin (1791) and also applied the specific name to a different species. *Buccinum scabriculum* was described by Linnaeus in 1758, and was misspelled by the same author *Voluta scabriuscula* in 1767. There are undocumented specimens of *Mitra scabriuscula* in the de Lessert collection, but none of these specimens approach the dimension given by Lamarck. On the basis of cited figures from the Encycl. Méth., and the

undocumented specimens in the de Lessert collection, *M. scabriuscula* Lamarck, is a synonym of *Neocancilla papilio* (Link, 1807), a species living in the Indo-Pacific region.

Mitra granatina Lamarck, 1811
(Fig. 12)

1798. Tabl. Encycl. Méth., pl. 371, figs. 4 a, b
1811. *Mitra granatina* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:203, No. 19
1822. *Mitra granatina* Lamarck, Anim. s. vert., 7:306

L'Océan des grandes Indes; mon cabinet; length 48 mm; mss. 4 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 4 specimens.

Dimensions	Length	Width	Height of Aperture
Lectotype No. 1102/51/1—immature (fig. 12)	50.7	17.8	27.6
Paralectotype No. 1102/51/2—immature	51.1	17.6	27.8
Paralectotype No. 1102/51/3	36.5	12.9	20.1

The 50.7 mm long specimen, which has been figured in the Encycl. Méth., has been selected as the lectotype of *M. granatina*. In the Encycl. Méth., figures, the whorls appear too inflated, and the columella has been drawn with 8 folds. The lectotype is an immature specimen with 8 whôrls and a missing protoconch; the colour of the shell is white, with two broad, somewhat interrupted brown bands on the body whorl, the specimen is prominently spirally corded, and each cord is ornamented with short brown spiral lines. Spiral cords are bisected by longitudinal grooves. The labial lip is not fully formed, crimped at the edge and the aperture is smooth within; the columella has 5 folds.

The fourth specimen present in Lamarck's collection, No. 1102/51/4: 24.0× 8.3× 13.8 mm, is not *Mitra granatina*, but is the species later described as *M. nitens* Kiener, 1838 (non Risso, 1826) [=*M.annulata* Reeve, 1844]. This specimen is in fact the holotype of Kiener's *M. nitens*.

Lamarck's species is the *Cancilla granatina* auctt.; The species distributional range is from the Red Sea to the Hawaiian Islands.

Mitra crenifera Lamarck, 1811
(Fig. 13)

1798. Tabl. Encycl. Méth., pl. 370, figs. 3 a, b
1811. *Mitra crenifera* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:204, No. 20
1822. *Mitra crenifera* Lamarck, Anim. s. vert., 7:306

La mer de l'Inde; mon cabinet; length 32 mm; mss. 2 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 4 specimens.

Dimensions	Length	Width	Height of Aperture
Lectotype No. 1102/52/1 (Fig. 13)	31.8	10.9	17.3
Paralectotype No. 1102/52/2	32.2	10.4	16.0

The smaller specimen which has been figured in the Encycl. Méth., is designated as the lectotype of *M. crenifera*. The specimen has 7 whorls inclusive part of protoconch; it is white in colour, ornamented with 2 broad, irregular brown bands on the body whorl, and axial zones near sutures on earlier whorls. Sculpture consists of close-set longitudinal cords which are bisected by deep and shallow spiral grooves, making the shell appear scabrous. Aperture is white, the labial lip is crimped and not fully formed and smooth within; the columella has 5 folds.

The paralectotype is slightly larger and has only 4 columellar folds. The remaining specimens No. 1102/52/3: 26.7×9.4×15.0 mm and 1102/52/4: 24.5×8.2×12.8 mm, are undocumented type material; the smaller specimen is from the Sollier collection.

Lamarck's species is a synonym of *Neocancilla clathrus* (Gmelin, 1791), a species widely distributed throughout the tropical Indo-Pacific region.

Mitra serpentina Lamarck, 1811
(Fig. 14)

1798. Tabl. Encycl. Méth., pl. 370, figs. 4 a, b

1811. *Mitra serpentina* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:204, No. 21

1822. *Mitra serpentina* Lamarck, Anim. s. vert., 7:306

1838. *Mitra serpentina* Lamarck, Kiener, Spéc. gén. icon. coq. viv., p. 13, pl. 6, fig. 17,17

Problablement l'Océan indien; mon cabinet; length 34 mm; mss. 2 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 1 specimen.

The specimen extant in Lamarck's collection No. 1107/100: 33.9×12.0×18.6 mm, is designated as the lectotype of *M. serpentina*. The specimen has 7 whorls and a worn apex; it is whitish in colour, ornamented with axial, irregular dark brown and wavy lines and two broad but obsolete spiral bands on the body whorl. Sculpture consists of 16 punctate spiral grooves on the body whorl and 4 grooves on the penultimate whorl; the siphonal fasciole has 3-4 cords. The aperture is narrow and elongate, smooth within, the labial lip is not fully formed and the columella has 6 folds.

Lamarck's species is a synonym of *Scabricola variegata* (Gmelin, 1791); the species lives in the tropical Indo-Pacific.

Mitra taeniata Lamarck, 1811
(Fig. 15)

1798. Tabl. Encycl. Méth., pl. 373, figs. 7 a, b

1811. *Mitra taeniata* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:204, No. 22

1822. *Mitra taeniata* Lamarck, Anim. s. vert., 7:307

1838. *Mitra taeniata* Lamarck, Kiener, Spéc. gén. icon. coq. viv., p. 68, pl. 19, fig. c,c

L'Océan indien; mon cabinet; length 50-54 mm; mss. 2 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 1 specimen.

Only the specimen which has been figured in the Encycl. Méth., is extant in Lamarck's collection. This specimen No. 1102/53: 50.0×13.9×24.4 mm, is designated as the lectotype of *M. taeniata*. The specimen has 11 slightly convex whorls and a missing protoconch; it is orange in color, with broad white spiral zones at the sutures and 3 dark brown spiral lines on the body whorl and a single line on earlier whorls. The body whorl is sculptured with 12 axial ribs and the penultimate with 14. The interstices have deep spiral grooves, and the siphonal fasciole nodulose spiral cords. The aperture is narrow, parietal wall with a callosity, the labrum has 7 lirae and the columella 5 folds. The number " 22 " is written inside the aperture.

Lamarck's reference to CHEMNITZ (1788, Vol. 10, p. 173, pl. 151, figs. 1444-45) is erroneous; the cited figures represent the species *Vexillum regina* (SOWERBY, 1828).

Vexillum taeniatum (Lamarck), is an earlier name for the species *V. vittatum* (SWAINSON, 1821); the latter is the form with angulate whorls and coarser, less numerous axial ribs. This somewhat rare species occurs in scattered localities throughout the tropical Indo-Pacific.

Mitra corrugata Lamarck, 1811
(Fig. 16)

1798. Tabl. Encycl. Méth., pl. 373, figs 8 a, b

1811. *Mitra corrugata* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:205, No. 24

1822. *Mitra corrugata* Lamarck, Anim. s. vert., 7:308

1838. *Mitra corrugata* Lamarck, Kiener, Spéc. gén. icon. coq. viv., p. 71, pl. 22, fig. 67, 67

L'Océan indien; mon cabinet; length 4 cm; mss. 6 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 5 specimens.

Dimensions	Length	Width	Height of Aperture
Lectotype No. 1102/55/4 (Fig. 16)	41.3	18.5	24.5
No. 1102/55/1	37.9	16.2	22.3
No. 1102/55/2	44.2	18.0	25.4
No. 1102/55/3	39.6	18.9	23.8
No. 1102/55/5	37.7	17.7	23.8

The selected lectotype of *M. corrugata* has been figured in the Encycl. Méth., and by Kiener. The specimen has 8 angulate whorls and a missing protoconch; it is whitish in colour, ornamented with narrow dark brown spiral bands on the body whorl and at the sutures. The body whorl is sculptured with 12 coarse axial ribs and the penultimate whorl with 14; prominent spiral cords encircle the shell, and are most distinct at the sutures and towards the base. The labial lip is angulate and thick, lirate within, the parietal wall is calloused and the columella has 4 prominent folds. The number " 24 " is written inside the aperture.

Lamarck's species is a synonym of *Vexillum rugosum* (GMELIN, 1791), a common species widely distributed in the tropical Indo-Pacific region.

Mitra costellaris Lamarck, 1811
(Fig. 17)

1798. Tabl. Encycl. Méth., pl. 373, fig. 3

1811. *Mitra costellaris* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:206, No. 25

1822. *Mitra costellaris* Lamarck, Anim. s. vert., 7:308

L'Océan indien; mon cabinet; length 44 mm; mss. 3 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 4 specimens.

Dimensions	Length	Width	Height of Aperture
Lectotype No. 1102/56/3 (Fig. 17)	45.4	15.8	25.0
Paralectotype No. 1102/56/4	36.4	12.8	19.1
Paralectotype No. 1102/56/1	34.8	12.3	20.1

The fourth specimen extant in the collection is the type of Lamarck's var. B, i.e. *Mitra nigrina*. The lectotype of *M. costellaris* has been figured in the Encycl.

Méth., Kiener's delineation (pl. 19, fig. b) shows some resemblance to the lectotype, except that the specimen figured appears more slender and the whorls less angulate. The lectotype has 8 angulate whorls and a missing protoconch; it is brown in colour, ornamented with 2 white spiral bands on the body whorl and a single band on earlier whorls; Sculpture consists of 12 axial ribs on the body whorl and 16 on the penultimate whorl; interstices have incised spiral grooves, and the siphonal fasciole spiral cords. The aperture is narrow, lirate within, parietal wall is calloused and the columella has 4 prominent folds.

The taxonomic status of *Mitra costellaris* is somewhat complicated. GMELIN (1791), described a *Voluta subdivisa*, which he based on a previous description and illustration in CHEMNITZ (1788, Vol. 10, p. 171, pl. 151, figs. 1434-37). Gmelin's cited figures represent two distinct species, and RÖDING (1798), was the first author to restrict Gmelin's *V. subdivisa* to figures 1436-37 delineated on plate 151. Due to Röding's restriction, *Mitra costellaris* Lamarck, is a synonym of *Voluta subdivisa*, and *Mitra lyrata* (LAMARCK, 1822), is applicable to the species depicted in figures 1434-35 on plate 151.

Vexillum subdivisum (GMELIN) has been recorded from the Western Pacific and East Indian Ocean region.

Mitra nigrina Lamarck, 1811
(Fig. 18)

1811. *Mitra costellaris* var. B, *M. nigrina* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:206, No. 25

L'Océan indien; mon cabinet.

Lamarck appended the name *M. nigrina* to the var. B of *M. costellaris*. Lamarck's description, short as it may be, is applicable to the form of *M. costellaris* with less pronounced, smaller axial ribs. The holotype No. 1102/56/2: 39.7 × 13.1 × 22.2 mm, is a form of *M. costellaris* with finer and more numerous axial ribs on the early whorls; on the body whorl, the axial ribs tend to become obsolete on the ultimate half of the whorl, and less nodulose on the presutural ramp. The spiral cords on the siphonal fasciole are less prominent.

Mitra lyrata Lamarck, 1822
(Fig. 19)

1798. Tabl. Encycl. Méth., pl. 373, figs. 1 a, b

1811. *Mitra subdivisa* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:206, No. 26 (non *Voluta subdivisa* GMELIN, 1791)

1822. *Mitra lyrata* Lamarck, Anim. s. vert., 7:308

1838. *Mitra lyrata* Lamarck, Kiener, Spéc. gén. icon. coq. viv., p. 81, pl. 23, fig. 71,71

L'Océan indien; mon cabinet; length 43-45 mm (1811); 20¼ lig. = 45.6 mm (1822); mss. 3 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 5 specimens.

Dimensions	Lenght	Width	Height of Aperture
Lectotype No. 1102/57/3 (Fig. 19)	45.6	13.0	22.5
Paralectotype No. 1102/57/1 (spec. juv.)	44.2	12.7	23.2
Paralectotype No. 1102/57/5	44.5	13.0	22.5

The specimen figured in the Encycl. Méth., and by Kiener, has been selected as the lectotype of *M. lyrata*. The specimen has 7 whorls and a missing protoconch; it is off-white in colour, ornamented with dark brown spiral bands. Sculpture consists of 20 slender axial ribs on the body whorl and 19 on the penultimate whorl; the interstices have finely incised spiral lines, and the siphonal fasciole has nodulose spiral cords. The aperture is narrow, lirate within and the columella has 4 folds.

Both paralectotypes have the number " 26 " written inside the aperture. The other two specimens in the collection, No. 1102/57/2: 44.8×14.2×23.5 and No. 1102/57/4: 42.5×12.6×23.8 mm, are undocumented specimens and possibly later additions.

Vexillum lyratum (LAMARCK) lives in the Indo-Pacific region.

Mitra melongena Lamarck, 1811

1798. Tabl.Encycl. Méth., pl. 373, fig. 9

1811. *Mitra melongena* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:206, No. 27

1822. *Mitra melongena* Lamarck, Anim. s. vert., 7:309

Probablement l'Océan indien; mon cabinet; length 38-40 mm; mss. 1 ex.—Collection Lamarck, Geneva: None.

Lamarck's holotype of *M. melongena* is untraceable; there are no specimens of *M. melongena* auctt. in the de Lessert collection in Geneva. The indifferently executed figure (dorsal view only) of *M. melongena* in the Encycl. Méth., could, with some imagination, represent the species to which the name *M. melongena* has been applied by recent authors. The species figured by KIENER (p. 77, pl. 21, fig. 65, 65) under the name *M. melongena* is the species *Vexillum vulpecula* (LINNAEUS). *Mitra melongena* (LAMARCK), cannot be identified with certainty, and the taxon should be treated as a *nomen dubium*.

Mitra cingulata Lamarck, 1811
(Fig. 20)

1811. *Mitra cingulata* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:207, No. 28

1822. *Mitra cinctella* Lamarck, Anim. s. vert., 7:309

1838. *Mitra cinctella* Lamarck, Kiener, Spéc. gén. icon. coq. viv., p. 70, pl. 20, fig. 62,62

Probablement l'Océan indien; mon cabinet; length 54 mm; mss. 1 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 1 specimen.

The extant specimen is the holotype No. 1107/94/1: 55.0×18.4×28.5 mm; the number " 28 " is written inside the aperture. The specimen has 9 whorls and a missing protoconch; it is off-white in colour, finely banded with orange. Sculpture consists of 9 coarse axial ribs on the body whorl and 15 on the penultimate whorl; the axial ribs tend to become nodulose on the presutural ramp and obsolete on the ultimate half of the body whorl. Prominent spiral cords, *ca.* 40 on the body whorl and 12 on the penultimate whorl, encircle the whorls and override the axial ribs. The aperture is narrow, lirate within, the parietal wall is prominently calloused and the columella has 4 folds.

Lamarck's reference to a figure in the Encycl. Méth. (pl. 373, fig. 5?) is an error; the species depicted is *Vexillum vulpecula* (Linnaeus). Lamarck changed the specific name in 1822 to *Mitra cinctella*, omitting to give any reason for such a change.

Vexillum cingulatum (Lamarck) is known from the Philippine-Indonesian region.

Mitra stigmataria Lamarck, 1811
(Fig. 21)

1811. *Mitra stigmataria* Lamarck,Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:208, No. 32

1822. *Mitra stigmataria* Lamarck, Anim. s. vert., 7:311

L'Océan indien; mon cabinet; length 34-35 mm; mss. 1 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 7 specimens.

Six of the seven specimens in the collection are undocumented, and have been possibly added at a later date; their dimensions are as follows: 53.8, 52.8, 49.6, 41.9, 23.7, and 21.4 mm. The only specimen which does correspond to Lamarck's given size is the holotype No. 1102/60/5: 36.9×11.1×17.7 mm. The holotype has 8 whorls and a missing protoconch; it is white in colour, ornamented with spirally arranged dark reddish-brown spots and a dark brown siphonal fasciole. Sculpture consists of 18 slender, close-set axial ribs on the body whorl and 15 on the penultimate whorl; nodulose spiral cords override the axial ribs. The aperture is narrow, dark purplish-brown and lirate within; the columella has 4 folds.

Lamarck's species is a synonym of *Vexillum sanguisugum* (LINNAEUS, 1758), a species which is widely distributed throughout the tropical Indo-Pacific.

Mitra fissurata Lamarck, 1811
(Fig. 22)

1798. Tabl. Encycl. Méth., pl. 371, figs. 1 a, b

1811. *Mitra fissurata* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:209, No. 34

1822. *Mitra fissurata* Lamarck, Anim. s. vert., 7:311 (17¾ lig.=39.9 mm)

Habite...; mon cabinet; length 39 ou 40 mm; mss. 1 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 3 specimens.

The 3 specimens extant in the collection measure 45.5, 50.0 and 50.7 mm respectively, and the smallest specimen is larger than the dimension given by Lamarck for the type. None of the specimens is documented, and provided Lamarck did not err in his measurements, we must presume that the holotype has become lost. The smallest specimen No. 1108/24: 45.5×13.2×23.5 is here selected as the neotype of *Mitra fissurata* (LAMARCK). The specimen has 9 whorls with part of the protoconch missing; it is creamy-white in colour, becoming livid towards the lower half of the body whorl, and is ornamented with fine, net-like white lines. The early whorls are sculptured with punctate grooves and axial striae, but the sculpture becomes obsolete on the body whorl where only 2-3 grooves remain near the suture. The aperture is narrow and elongate, smooth within and the columella has 4 prominent folds.

Kiener's figure of *M. fissurata* is rather similar to the specimen figured here, but his example originated from the Dupont collection.

Scabricola (Swainsonia) fissurata (LAMARCK), is the type-species of the subgenus *Swainsonia* H. & A. ADAMS, 1853. The species has an Indian Ocean distribution.

Mitra lactea Lamarck, 1811
(Fig. 23)

1798. Tabl. Encycl. Méth., pl. 371, figs. 2 a, b

1811. *Mitra lactea* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:210, No. 35

1822. *Mitra lactea* Lamarck, Anim. s. vert., 7:312 (Hab: les côtes occidentales d'Afrique?)

1838. *Mitra lactea* Lamarck, Kiener, Spéc. gén. icon. coq. viv., p. 28, pl. 10, fig. 30, 30

Probablement l'Océan africain; mon cabinet; length 32 ou 33 mm; mss. 3 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 3 specimens.

Dimensions	Length	Width	Height of Aperture
Lectotype No. 1102/62/1 (Fig. 23)	31.2	11.0	15.6
Paralectotype No. 1102/62/2	26.6	9.0	15.0
Paralectotype No. 1102/62/3	31.4	10.6	15.6

The selected lectotype has 6 whorls and a worn protoconch; it is very worn, faded to white and also immature. Sculpture consists of *ca.* 30 fine spiral lines on the body whorl and 11 on the penultimate whorl; the siphonal fasciole has 8 close-set spiral cords. The aperture is moderately open, the labial lip thin, smooth within, and the columella has 4 folds.

Mitra lactea is a synonym of the rather variable *M. cornicula* (LINNAEUS, 1758). The species ranges from the Mediterranean region to the West African coast.

Mitra cornicularis Lamarck, 1822
(Fig. 24)

1811. *Mitra cornicula* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:210, No. 36

1822. *Mitra cornicularis* Lamarck, Anim. s. vert., 7:312, No. 36

1838. *Mitra cornicularis* Lamarck, Kiener, Spéc. gén. icon. coq. viv., p. 32, pl. 12, fig. 38

Les côtes occidentales de l'Afrique; mon cabinet; length 9½ lig.=21.4 mm; mss. 1 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 1 specimen.

The holotype No. 1102/63: 21.3×7.5×10.9 mm is extant in the collection. The specimen, faded and worn, has 6 whorls and a worn protoconch; it is whitish in colour, ornamented with 2 broad orange-brown zones on the body whorl and small spots of the same colour at the sutures. Sculpture consists of obsolete axial plicae, spiral striae, and 8 spiral cords on the siphonal fasciole. The aperture is moderately narrow, smooth within, the labial lip is simple and the columella has 4 folds.

Lamarck's species is a synonym of the West African species *Mitra schroeteri* (LINK, 1807). This species may prove to be only a colour form of *M. cornicula* (LINNAEUS).

Mitra lutescens Lamarck, 1811
(Fig. 25)

1811. *Mitra lutescens* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:210, No. 37

1822. *Mitra lutescens* Lamarck, Anim. s. vert., 7:312

1838. *Mitra lutescens* Lamarck, Kiener, Spéc. gén. icon. coq. viv., p. 31, pl. 11, fig. 32, 32

Les côtes occidentales de l'Afrique; mon cabinet; length 20-24 mm; mss. 4 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 9 specimens.

Specimens have subsequently been added to Lamarck's original 4 syntypes, possibly from the de Lessert or Sollier collections. Seven of the specimens are the species *M. lutescens* of Lamarck, and 2 specimens are *Mitra (Strigatella) pellisserpentis* (REEVE, 1844). We select specimen No. 1107/97: 20.5 × 7.8 × 10.0 mm, as the lectotype of *M. lutescens*. The specimen is very worn and pitted, has 6 whorls and a worn apex; it has faded to a yellowish-white colour, and any sculpture there may have been, is worn away. The aperture is moderately wide, smooth within, the labial lip is simple and the columella has 3 folds.

Kiener's delineation appears to be that of the lectotype, but all the small pits present on the type have been eliminated in the drawing.

Lamarck's species is a synonym of the Mediterranean-East Atlantic *Mitra cornicula* (LINNAEUS).

Mitra striatula Lamarck, 1811
(Fig. 26)

1811. *Mitra striatula* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:210, No. 38

1822. *Mitra striatula* Lamarck, Anim. s. vert., 7:312 (Hab: Les mers d'Amérique)

1838. *Mitra striatula* Lamarck, Kiener, Spéc. gén. icon. coq. viv., p. 36, pl. 13, fig. 41, 41

Probablement les côtes d'Afrique (error!); mon cabinet (1822); length 44 mm; mss. 9 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 5 specimens.

Dimensions	Length	Width	Height of Aperture
Lectotype No. 1102/64/1 (Fig. 26)	42.4	12.6	19.5
Paralectotype No. 1102/64/2 (spec. juv.)	24.4	9.9	14.0
Paralectotype No. 1102/64/3	29.2	9.0	15.1
Paralectotype No. 1102/64/4 (spec. juv.)	25.0	8.8	13.2
Paralectotype No. 1102/64/5	20.8	8.0	12.4

The lectotype is slightly worn and faded, with 8 whorls and a worn apex; it is yellowish-brown in colour, with obsolete, faded white spots. Sculpture consists of

ca. 32 primary spiral striae on the body whorl and 14 on the penultimate whorl; interstices of main spiral striae are further sculptured with intermediate spiral threads and axial striae. The aperture is moderately wide, smooth within, the labial lip is simple and the columella has 6 folds.

Lamarck's original locality indication of " coasts of Africa " is erroneous, and was corrected by LAMARCK (1822) to " American Seas ", which is, broadly speaking, correct. *Mitra striatula* is a synonym of the Caribbean-Atlantic *M. barbadensis* (GMELIN, 1791). *Voluta striatula* Schröter, 1804, is the same as Lamarck's species.

Mitra subulata Lamarck, 1811
(Fig. 27)

1811. *Mitra subulata* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:211, No. 39

1822. *Mitra subulata* Lamarck, Anim. s. vert., 7:313

1838. *Mitra subulata* Lamarck, Kiener, Spéc. gén. icon. coq. viv., p. 82, pl. 24, fig. 76, 76

Habite...; mon cabinet; length 36 mm; mss. 1 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 3 specimens.

According to Rosalie de Lamarck's mss. annotation, only the holotype has been in her father's collection at the time of description. Specimen No. 1102/65/3: 36.1 × 8.9 × 14.2 mm, is the holotype, and the other two specimens in the collection No. 1102/65/1: 49.3 mm and No. 1102/65/2: 40.7 mm, are undocumented and possibly later additions. The holotype is somewhat faded and immature, with 9 whorls which are broken off at the apex; it is yellowish-orange in colour, with irregularly placed white flecks. Sculpture consists of 27 slender and close-set axial ribs on the body whorl and 22 on the penultimate whorl; fine spiral striae override axial ribs, interstices are deeply punctate, and there is one prominent and deeper spiral groove below the sutures. The aperture is narrow, lirate within, the parietal wall is calloused and the columella has 4 folds.

Lamarck's species is a synonym of *Vexillum (Costellaria) costatum* (GMELIN, 1791). The species inhabits the Indo-Pacific region.

Mitra cornea Lamarck, 1811
(Fig. 28)

1811. *Mitra cornea* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:211, No. 40

1822. *Mitra cornea* Lamarck, Anim. s. vert., 7:313

Les côtes occidentales d'Afrique; mon cabinet; length 26-28 mm; mss. 2 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 2 specimens.

Dimensions	Length	Width	Height of Aperture
Lectotype No. 1102/66/1—spec. juv. (Fig. 28)	27.4	12.0	15.6
Paralectotype No. 1102/66/2—spec. juv.	26.7	10.3	14.2

The larger specimen has been selected as the lectotype of *M. cornea* Lamarck. The specimen is immature, and has 6 whorls apart from a missing protoconch; it is uniformly brown in colour, covered with patches of a dark brown periostracum. Sculpture consists of fine spiral striae, which are also finely punctate in the paralectotype; the siphonal fasciole has 8 strong spiral cords. The aperture is moderately wide, smooth within, and the columella has 4 folds.

Mitra cornea is a synonym of the Mediterranean-East Atlantic *M. cornicula* (LINNAEUS).

Mitra tringa Lamarck, 1811

1798. Tabl. Encycl. Méth., pl. 374, figs. 10 a, b

1811. *Mitra tringa* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:211, No. 41

1822. *Mitra tringa* Lamarck, Anim. s. vert., 7:313

La Mediterranée, les côtes d'Afrique; mon cabinet; length 24-25 mm; Collection Lamarck, Geneva: None.

The author of *Voluta tringa* is Linnaeus, 1758. It is a Mediterranean species closely allied, if not synonymous with *Pyrene rustica* (LINNAEUS), in the family Columbellidae.

Mitra fenestrata Lamarck, 1811
(Fig. 29)

1798. Tabl. Encycl. Méth., pl. 372, figs. 3 a, b

1811. *Mitra fenestrata* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:212, No. 45

1822. *Mitra fenestrata* Lamarck, Anim. s. vert., 7:315

1838. *Mitra fenestrata* Lamarck, Kiener, Spéc. gén. icon. coq. viv., p. 104, pl. 31, fig. 104

Les mers de l'Inde; mon cabinet; length 28-30 mm; mss. 1 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 2 specimens.

Lamarck's holotype No. 1102/67/1: 27.2 × 13.3 × 22.8 mm, is extant in the collection. The type has been figured in the Encycl. Méth., and by Kiener. The second specimen present in the collection, No. 1102/67/2: 24.3 mm, is an undocumented specimen and possibly a later addition. The holotype has 8 whorls; it is whitish in colour, ornamented with somewhat faded brown axial streaks which do

not intrude into the interstices but leave spot-like markings on the cords. Sculpture consists of 18 step-like spiral ridges on the body whorl, and 3 on the penultimate whorl; the spiral ridges are bisected by axial grooves. The aperture is long and narrow, smooth within, the labial lip is thickened and crenulate and the columella has 8+1 folds.

Lamarck's species is the *Pterygia fenestrata* auctt. The species lives in the East Indian and Pacific Oceans.

Mitra texturata Lamarck, 1811
(Fig. 30)

1798. Tabl. Encycl. Méth., pl. 372, figs. 2 a, b

1811. *Mitra texturata* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:213, No 47

1822. *Mitra texturata* Lamarck, Anim. s. vert., 7:315

1838. *Mitra texturata* Lamarck, Kiener, Spéc. gén. icon. coq. viv., p. 12, pl. 2, fig. 4, 4

Habite...; mon cabinet; length *ca.* 30 mm; mss. 3 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 3 specimens.

Dimensions	Length	Width	Height of Aperture
Lectotype No. 1102/69/1 (Fig. 30)	30.9	14.9	19.6
Paralectotype No. 1102/69/2	28.3	13.4	18.3
Paralectotype No. 1102/69/3 (spec. juv.)	21.1	10.9	14.1

The lectotype has 6 adult whorls and 2 nuclear whorls; it is brownish in colour, irregularly mottled with white. Sculpture consists of 12 deeply incised and punctate spiral grooves on the body whorl and 4 on the penultimate whorl; the siphonal fasciole has 4 heavy cords and is calloused. Numerous close-set longitudinal grooves override the spiral sculpture and make the shell appear granose. The aperture is moderately open, brown and smooth within, the labial lip is thick and denticulate, and the columella is calloused and has 4 folds.

Lamarck's species is a synonym of the Indo-Pacific *Pterygia scabricula* (LINNAEUS, 1758).

Mitra conulus Lamarck, 1811
(Fig. 31)

1798. Tabl. Encycl. Méth., pl. 382, figs. 2 a, b

1811. *Mitra conulus* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:213, No. 48

1822. *Mitra conulus* Lamarck, Anim. s. vert., 7:316

1838. *Mitra conulus* Lamarck, Kiener, Spéc. gén. icon. coq. viv., p. 109, pl. 34, fig. 111, 111

Habite...; mon cabinet; length 32 mm; mss. 1 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 3 specimens.

Lamarck's holotype No. 1102/70/1: 31.8×15.6×24.7 mm, is extant in the collection; it has been figured in the Encycl. Méth., and by Kiener. The holotype has 5 adult and 3 nuclear whorls; it is brownish in colour with protruding white areas and coffe-brown spiral lines. Sculpture consists of *ca.* 13 spiral grooves on the ultimate half of the body whorl, a presutural spiral groove, and a triple row of prominent beads on earlier whorls. The aperture is long and narrow, white and smooth within; on the parietal wall, at the juncture of the aperture is a small callosity. The columella has 6 ledge-like folds, and the siphonal fasciole is prominently calloused.

Lamarck's *M. conulus* is a synonym of *Pterygia conus* (Gmelin, 1791). The species is uncommon, and has a restricted distribution in the Philippine-Indonesian region and the Western Pacific.

Mitra limbifera Lamarck, 1811
(Fig. 32)

1811. *Mitra limbifera* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:214, No. 49

1822. *Mitra limbifera* Lamarck, Anim. s. vert., 7:316

1838. *Mitra limbifera* Lamarck, Kiener, Spéc. gén. icon. coq. viv., p. 56, pl. 17, figs. 54, 54

Habite...; length 38 mm; Collection Lamarck, Geneva: 1 specimen.

In his original description, Lamarck omitted to mention the location of the type of the described species, but in 1822 he listed the specimen as originating from the Museum collection (Muséum d'Histoire Naturelle, Paris). Rosalie de Lamarck did not make an entry next to *M. limbifera*, which would signify that no specimen of the species was in her father's collection.

The specimen present in the Lamarck collection in Geneva, No. 1108/11: 38.4×16.2×18.4 mm, corresponds very closely to Lamarck's description and size, and could possibly be the type. It is the specimen figured by Kiener for *M. limbifera* from the Museum or Massena collection. It is presumed that the type somehow found its way into Lamarck's personal collection.

The presumable holotype is a somewhat worn and faded shell with 6 whorls and a worn protoconch; the body whorl has a broad white band at the suture, while the lower two-thirds is orange-brown; only a narrow orange-brown band at the sutures is visible on earlier whorls. Sculpture consists of only a few spiral striae at the suture of the body whorl and *ca.* 10 nodulose spiral cords at the base.

The aperture is moderately open, smooth within, the labial lip is thick and simple, except for 5 blunt and small denticulations anteriorly; the columella is calloused and has 4 folds.

M. limbifera is a worn and faded example of the Indian Ocean form of *Mitra (Strigatella) scutulata* (GMELIN, 1791). This " amphorella " form generally has a broad light-coloured band at the sutres instead of the more usual white axial flames. The species is widely distributed throughout the tropical Indo-Pacific.

Mitra aurantiaca Lamarck, 1811
(Fig. 33)

1811. *Mitra aurantiaca* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:214, No. 50
1822. *Mitra aurantiaca* Lamarck, Anim. s. vert., 7:316 (10½ lig.=23.1 mm)
Habite...; mon cabinet; length 21-22 mm; mss. 2 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 2 specimens.

Dimensions	Length	Width	Height of Aperture
Lectotype No. 1102/72 (Fig. 33)	20.4	9.5	12.4
Paralectotype No. 1102/71	23.4	11.3	13.3

Both specimens are present in the collection and the smaller specimen has been designated as the lectotype of *M. aurantiaca*. The important diagnostic feature of a crenulate labial lip mentioned by Lamarck, is not determinable from the paralectotype, which has a damaged labial lip. The lectotype is faded, and has 6 whorls and a worn protoconch; it is orange-brown in colour, ornamented with a white band on each whorl. Sculpture consists of *ca.* 15 prominent, rounded spiral cords on the body whorl and 3 on the penultimate whorl; the cords become nodulose towards the base. The aperture is narrow, smooth within, the labial lip is thick and crenulate, and the columella has 4 folds.

Mitra aurantiaca is a synonym of *M. aurantia* (GMELIN, 1791). Gmelin's taxon should replace *M. crassa* SWAINSON, 1822, which was based on less faded, better preserved specimens which may have appeared distinct as a species. *M. aurantia* is widely distributed in the tropical Indo-Pacific region, but does not occur in New Zealand as Kiener indicated.

Mitra amphorella Lamarck, 1811
(Fig. 34)

1811. *Mitra amphorella* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:214 No. 51
1822. *Mitra amphorella* Lamarck, Anim. s. vert., 7:316

Habite...; mon cabinet; length 26 mm; mss. 1 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 1 specimen.

Lamarck's holotype No. 1107/99: 25.3×12.1×16.1 mm is extant in the collection. The specimen is worn and juvenile, with 6 whorls and a missing protoconch; it is tan in colour, ornamented with a whitish band on every whorl. Sculpture consists of spiral striae on early whorls and near the suture on the body whorl; the siphonal fasciole has 10 spiral cords. The aperture is moderately wide, smooth within, the labial lip is thin and unformed and the parietal wall has a white callus; the columella has 4 white folds.

M. amphorella is a juvenile specimen of the Indo-Pacific species *Mitra (Strigatella) scutulata* (GMELIN, 1791).

Mitra coronata Lamarck, 1811
(Fig. 35 a, 35 b)

1798. Tabl. Encycl. Méth., pl. 371, figs. 6 a, b

1811. *Mitra coronata* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:214, No. 52

1822. *Mitra coronata* Lamarck, Anim. s. vert., 7:317

1838. *Mitra coronata* Lamarck, Kiener, Spéc. gén. icon. coq. viv., p. 61, pl. 18, figs. 60, 60

Habite...; mon cabinet; length 25-26 mm; mss. 2 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 2 specimens.

Dimensions	Length	Width	Height of Aperture
Lectotype No. 1102/74/2 (Fig. 35 a)—spec. juv.	26.0	10.5	13.9
Paralectotype No. 1102/74/1 (Fig. 35 b)	23.1	10.0	12.2

We have selected the specimen figured in the Encycl. Méth., and by Kiener as the lectotype of *M. coronata*. The specimen is immature, worn and faded, with 6 whorls and a worn protoconch; it is brownish in colour, ornamented with a continuous white band at the sutures. Sculpture consists of *ca.* 19 deeply punctate spiral grooves which become spiral cords half way down the body whorl; the penultimate whorl has 6 spiral rows of grooves, and the sutures are coronate. The aperture is narrow, smooth within, the labial lip is thin and crimped anteriorly, and the columella has 5 white folds.

The paralectotype is more mature, and is the more usual form of the species; it has only a narrow presutural band onto which white axial bars descend from the sutures. The paralectotype is more worn, and the sculpture is less prominent.

Mitra coronata LAMARCK, is the type-species of *Chrysame* H. & A. ADAMS, 1853(=*Nebularia* SWAINSON, 1840). The species is widely distributed in the tropical Indo-Pacific.

Mitra zebra Lamarck, 1811
(Fig. 36)

1798. Tabl. Encycl. Méth., pl. 372, figs. 8 a, b

1811. *Mitra zebra* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:215, No. 53

1822. *Mitra paupercula* Linnaeus, Lamarck, Anim. s. vert., 7:317

L'Océan indien; mon cabinet; length 35 mm; mss. 8 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 1 specimen.

The remaining specimen in the Lamarck collection No. 1102/75: 35.9×15.3× 20.2 mm, is designated as the lectotype of *M. zebra*. The specimen corresponds to the given dimension and also has been figured in the Encycl. Méth.,. The whereabouts of the other 7 syntypes is unknown. The lectotype has 8 whorls and a worn protoconch; it is blackish in colour, ornamented with prominent white longitudinal stripes. The shell is smooth apart from a few obsolete spiral striae near sutures and spiral cords at the base. The aperture is constricted, brown and smooth within, the labial lip is thickened with an interior callosity, smooth on the edge apart from a few obsolete crenulations anteriorly; the columella has 4 folds. The number" 53 " is written inside the aperture.

M. zebra Lamarck, is a synonym of *Mitra (Strigatella) paupercula* (LINNAEUS, 1758); it is the type-species of *Strigatella* (SWAINSON, 1840). Lamarck's *M. zebra* var. B, which was described as spirally striate and lacking the sinuosity on the labial lip, is a distinct Indian Ocean species later named *Voluta pica* (DILLWYN, 1817), and *Mitra pica* DESHAYES & MILNE-EDWARDS, 1844 (synonym is *M. tigrina* A. ADAMS, 1853).

M. paupercula is a common species living throughout the tropical Indo-Pacific.

Mitra cucumerina Lamarck, 1811
(Fig. 37)

1811. *Mitra cucumerina* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:215, No. 54

1822. *Mitra cucumerina* Lamarck, Anim. s. vert., 7:317

Habite...; mon cabinet; length 26.0 mm; mss. 2 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 5 specimens.

Dimensions	Length	Width	Height of Aperture
Lectotype No. 1102/76/2 (Fig. 37)	26.3	13.9	16.4
Paralectotype No. 1102/76/1	26.3	15.3	15.2

In addition to the original 2 syntypes, 3 specimens have been added during the years to Lamarck's syntype series (18.0, 16.3 and 15.8 mm); these specimens are undocumented later additions.

The selected lectotype has 8 whorls and a worn protoconch; it is orange in colour, ornamented with an irregular white peripheral band on the body whorl and small white scattered spots. Sculpture consists of 18 prominent spiral cords on the body whorl and 4 angulate cords on the penultimate whorl. The aperture is narrow, smooth within, the labial lip is thick and crenulate and the columella has 4 folds. The paralectotype is a very worn specimen which has faded to yellow.

Mitra cucumerina is a rather common species which is widely distributed throughout the tropical Indo-Pacific.

Mitra muriculata Lamarck, 1811
(Fig. 38)

1798. Tabl. Encycl. Méth., pl. 375, fig. 6

1811. *Mitra muriculata* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:216, No. 56

1822. *Mitra muriculata* Lamarck, Anim. s. vert., 7:318

1838. *Mitra muriculata* Lamarck, Kiener, Spéc. gén. icon. coq. viv., p. 92, pl. 28, figs. 92, 92

L'Océan indien?; mon cabinet; length 18 mm; mss. 1 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 1 specimen.

The holotype No. 1102/78: 18.9×11.1×11.7 mm, is extant in Lamarck's collection. The specimen is not fully mature and has 6 whorls and a worn apex; it is faded, orange in colour throughout with some of the sutural nodes white. Sculpture consists of 11 prominent spiral cords on the body whorl and 2 cords on the penultimate whorl; the sutures bear prominent nodes, and obsolete axial plicae produce nodules on the spiral cords. The aperture is narrow, the labial lip crimped and the columella has 4 folds.

Mitra muriculata Lamarck, is a synonym of *Pusia bernhardina* (RÖDING, 1798), a species which has an Indo-Pacific distribution.

Mitra torulosa Lamarck, 1811
(Fig. 39)

1811. *Mitra torulosa* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:216, No. 57

1822. *Mitra torulosa* Lamarck, Anim. s. vert., 7:318

L'Océan indien?; mon cabinet; length 24-28 mm; mss. 1 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 1 specimen.

Rosalie de Lamarck indicates that only 1 specimen was present in her father's collection. This specimen No. 1102/79: 22.9×8.1×10.0 mm is considered to be

the holotype of *M. torulosa*. The specimen is worn and faded, and has 8 angulate whorls and a missing protoconch; it is white in colour, ornamented with 2 obsolete light brown bands on the body whorl, and brown streaks on the axial ribs. Sculpture consists of 11 slender axial ribs on the body whorl and 10 on the penultimate whorl; numerous, finely granulose spiral cords encircle the shell. The aperture is narrow, lirate within, parietal wall is calloused and the columella has 4 folds.

Mitra torulosa is the coarse-ribbed form of the species *Vexillum (Costellaria) exasperatum* (GMELIN, 1791); the species is widely distributed throughout the tropical Indo-Pacific, and both forms occur sporadically in a single population.

Mitra ebenus Lamarck, 1811
(Fig. 40)

1811. *Mitra ebenus* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:216, No. 58

1822. *Mitra ebenus* Lamarck, Anim. s. vert., 7:319

Habite...; mon cabinet; length 19 mm; mss. 3 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 9 specimens.

During the years specimens from other collections must have been added to Lamarck's original 3 syntypes. We have selected a specimen closely approaching Lamarck's description and given size as the lectotype of *M. ebenus*. The lectotype is specimen No. 1108/17: 16.8×8.9×8.7 mm. The specimen is rather worn, as are the remaining specimens, and has 6 whorls and a worn apex; it is blackish in colour, ornamented with a narrow white presutural spiral line. The specimen is smooth apart from a few obsolete axial costae on early whorls and spiral cords on the siphonal fasciole. The aperture is narrow, lirate within, the labial lip is thickened, the parietal wall has a white callosity and the columella has 4 white folds.

Pusia ebenus (LAMARCK) is a well-known, variable Mediterranean species, which occurs in both, smooth and axially plicate forms.

Mitra harpifera Lamarck, 1811
(Fig. 41, 41 a, 41 b)

1811. *Mitra harpifera* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:217, No. 59

1822. *Mitra harpaeformis* Lamarck, Anim. s. vert., 7:319

1838. *Mitra harpaeformis* Lamarck, Kiener, Spéc. gén. icon. coq. viv., p. 85, pl. 25, fig. 78, 78

L'Océan indien; mon cabinet; length 20-23 mm; mss. 2 ex. & 2 ex. (var. B); Collection Lamarck, Geneva: 10 specimens.

Dimensions	Length	Width	Height of Aperture
Lectotype No. 1108/18 (Fig. 41)	19.7	8.4	9.0
Paralectotype No. 1108/20 (Fig. 41 a)—var. B	21.6	8.4	9.5
Paralectotype No. 1108/21 (Fig. 41 b)—var. B	21.6	8.4	9.6

Lamarck's syntypes were mounted on an original de Lessert tablet, and the series contained 10 specimens, which were a mixture of species. Seven specimens were *M. harpifera* Lamarck, two specimens *Pusia microzonias* (LAMARCK) and 1 specimen *Vexillum exasperatum* (GMELIN). The specimen figured by Kiener, has been selected as the lectotype of *M. harpifera*, and the two specimens representing var. B of *Mitra harpifera* were selected as paralectotypes. The lectotype, which is faded and worn, has 6 whorls and a missing protoconch; it is reddish-brown in colour, ornamented with a distinct white spiral band on each whorl and another faint, obsolete band towards the base of the body whorl; the ribs are lighter in colour than their interstices. Sculpture consists of 20 slender and nodulose axial ribs on the body whorl and 16 on the penultimate whorl; interstices have spiral striae which override axial cords, and the siphonal fasciole is spirally corded. The aperture is moderately narrow, lirate within, and the parietal wall is calloused; the columella has 4 brownish folds.

The paralectotypes, which represent var. B of *M. harpifera*, are more dark brown in colour, the whorls are more angulate, and the axial ribs fewer and wider spaced.

In 1822 Lamarck changed the name, for no apparent reason, to *M. harpaeformis*, a spelling which has been followed by subsequent authors. Lamarck's species is a synonym of *Vexillum (Costellaria) cruentatum* (GMELIN, 1791), a species living in the Indo-West Pacific region.

Mitra semifasciata Lamarck, 1811
(Fig. 42)

1811. *Mitra semifasciata* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:217, No. 60

1822. *Mitra semifasciata* Lamarck, Anim. s. vert., 7:319

1838. *Mitra semifasciata* Lamarck, Kiener, Spéc. gén. icon. coq. viv., p. 86, pl. 26, fig. 81, 81

L'Océan indien; mon cabinet; length 16-18 mm; mss. 4 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 12 specimens.

Lamarck's syntypes were intermixed with other specimens and mounted on an original de Lessert tablet. We have selected as lectotype a specimen which agrees closely with Lamarck's description and dimensions, and which appears to be the specimen figured by Kiener. The lectotype No. 1108/6: 16.9×7.1×7.7 mm, has 7 whorls and a missing apex; it is whitish in colour, ornamented with livid spiral zones at the sutures, intermixed with white in the central area, and a dark brown interrupted spiral thread on each whorl; a wide, orange-brown band is situated on the lower half of the body whorl. Sculpture consists of 13 strong axial ribs on the body whorl with the same number on the penultimate whorl, obsolete spiral striae in the interstices and spiral cords on the siphonal fasciole. Aperture is moderately narrow, lirate within and the columella has 3+1 folds.

Mitra semifasciata is the type-species of *Costellaria* SWAINSON, 1840 (as *Mitra rigida* SWAINSON, which is a synonym); the species is widely distributed throughout the tropical Indo-Pacific.

Mitra retusa Lamarck, 1811
(Fig. 43)

1811. *Mitra retusa* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:217, No. 61
1822. *Mitra retusa* Lamarck, Anim. s. vert., 7:319

L'Océan indien; mon cabinet; length 22-24 mm; mss. 9 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 12 specimens.

Lamarck's syntypes were mounted on an original de Lessert tablet, and the series contained 12 specimens. We have selected specimen No. 1108/23: 20.3× 13.0×10.5 mm, as the lectotype of *M. retusa*. In 1811, Lamarck gave a size range for his types, but in 1822 he restricted his type to a specimen 9¼ lig. in length (=20.8 mm); it is this specimen which has been selected as the lectotype. The specimen is rather worn, and has 6 whorls and a worn apex; it is reddish-brown in colour, ornamented with irregular, white longitudinal lines and a white peripheral spiral line on the body whorl. Sculpture consists of obsolete spiral striae and nodulose spiral cords on the lower half of the body whorl. The aperture is narrow, smooth within, the labial lip is thickened and prominently crenulate and the columella has 4 folds.

Mitra (Strigatella) retusa is a moderately common species which lives in the Indo-Pacific region.

Mitra microzonias Lamarck, 1811
(Fig. 44)

1811. *Mitra microzonias* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:218, No. 62
1822. *Mitra microzonias* Lamarck, Anim. s. vert., 7:322

L'Océan indien; mon cabinet; length 17 ou 18 mm; mss. 6 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 10 specimens.

The Lamarck collection now contains 10 specimens which are mounted on a de Lessert tablet; one of the specimens is the species *Mitra (Strigatella) discolor* KÜSTER(=*Mitra maculosa* REEVE=*M. turturina* SOUVERBIE). Specimen No. 1108/12/1: 18.2×8.9×9.0 mm, has been selected as the lectotype of *M. microzonias*. The specimen has 6 whorls and a worn protoconch; it is dark brown in colour, ornamented with a white spiral line onto which white diamond-shaped spots are superimposed. Sculpture consists of *ca.* 12 coarse axial ribs on the body whorl and 14 on the penultimate whorl; the axial ribs tend to become obsolete towards the aperture of the body whorl. Fine spiral striae encircle the shell, and 5 strong spiral cords ornament the siphonal fasciole. The aperture is moderately narrow, lirate within, and the parietal wall is calloused; the columella has 4 folds.

Mitra microzonias is the type-species of *Pusia* (SWAINSON, 1840); the species is widely distributed throughout the tropical Indo-Pacific.

Mitra ficulina Lamarck, 1811
(Fig. 45 a, 45 b)

1811. *Mitra ficulina* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:218, No. 63

1822. *Mitra ficulina* Lamarck, Anim. s. vert., 7:320

1838. *Mitra ficulina* Lamarck, Kiener, Spéc. gén. icon. coq. viv., p. 97, pl. 27, fig. 86, 86

L'Océan indien; mon cabinet; length 19-20 mm; mss. 4 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 5 specimens.

Dimensions	Length	Width	Height of Aperture
Lectotype No. 1102/80/2 (Fig. 45 a)	20.1	8.9	10.8
Paralectotype No. 1102/80/1 Fig. 45 b)	20.3	10.7	10.7

The specimen figured by Kiener has been selected as the lectotype of *M. ficulina*. The specimen is immature, and has 8 whorls and a missing protoconch; it is uniformly blackish-brown in colour. Sculpture consists of 13 strong and coarse axial ribs on the body whorl and 14 on the penultimate whorl; strong, continuous spiral cords encircle the shell, 17 on the body whorl and 8 on the penultimate whorl; the cords are finely axially striate, and the siphonal fasciole has 5 strong spiral cords. The aperture is narrow, white and lirate within and the labial lip is angulate; the parietal wall is calloused and the columella has 4 folds.

The paralectotype is an adult but very worn specimen.

Pusia ficulina (LAMARCK) is known from the Philippine-Indonesian region.

Mitra nucleola Lamarck, 1811
(Fig. 46)

1811. *Mitra nucleola* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:218, No. 64

1822. *Mitra nucleola* Lamarck, Anim. s. vert., 7:337 (7½ lig.=16.9 mm)

Habite...; mon cabinet (1822); length 15 ou 16 mm; mss. 5 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 9 specimens.

The 9 specimens are glued on a de Lessert tablet. Only one specimen agrees with the given dimension, and this specimen No. 1108/13: 16.4×7.8×9.2 mm, has been selected as the lectotype of *M. nucleola*. The specimen is immature and faded, and has 6 whorls and a worn protoconch; it is fawn in colour, with occasional patches being of a lighter colour. Sculpture consists of 19 nodulose axial ribs on the body whorl and the penultimate whorl; spiral striae separate axial cords into nodules. The aperture is moderately narrow, smooth within, the labial lip is thin and unformed and the columella has 4 folds.

Mitra nucleola Lamarck, is an earlier name for the species subsequently described as *Mitra inca* (D'ORBIGNY, 1841). The species lives in the Gallapagos Islands—Panama—Peru region, and is the Eastern Pacific analogue of the Caribbean *M. nodulosa* (Gmelin). The two species are so similar in fact, that in large series without locality data, they can be separated with difficulty or not at all.

Mitra unifascialis Lamarck, 1811
(Fig. 47 a, 47 b)

1811. *Mitra unifascialis* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:219, No. 65

1822. *Mitra unifascialis* Lamarck, Anim. s. vert., 7:321 (8 lig.=18.0 mm)

Habite...; mon cabinet (1822); length 17-18 mm; mss. 2 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 2 specimens.

The two syntypes in the collection represent two different species. One specimen is the species currently known as *Vexillum aureolatum* (REEVE, 1844), and the other is a very worn specimen of *Mitra coronata* (LAMARCK, 1811). One would be tempted to select the latter as the lectotype, and dispose thus of one Lamarckian name and preserve Reeve's taxon. Lamarck's composite description and given dimension, however, favour the former species as the specimen he described. Furthermore, Reeve's taxon will have to be replaced by an earlier Broderip name, and a different lectotype designation would serve no useful purpose. The specimen No. 1102/81/2: 18.3×8.5×8.8 mm (Fig. 47 a), is here

designated as the lectotype of *M. unifascialis*. The specimen is worn and faded, and has 7 whorls and a worn apex; it is yellowish in colour, ornamented with a double-line white band on whorls; this band is only just discernible on the body whorl. Sculpture consists of rather worn, nodulose axial ribs which number 19 on the body whorl and 18 on the penultimate whorl; the shell is spirally striate, and the siphonal fasciole has *ca.* 6 strong spiral cords. The aperture is narrow, 4 labral lirae are visible under magnification on the labrum, and the parietal wall is calloused; the columella has 4 folds.

The other specimen No. 1102/81/1: 19.0×8.1×9.1 mm (Fig. 47 b), is brownish in colour, and the labrum is smooth; it is specifically excluded as a type to prevent any future misinterpretation.

Kiener is responsible for the confusion surrounding Lamarck's taxon. In 1838 Kiener figured on pl. 16, figs. 51, 51, under the name *M. unifascialis* LAMARCK, the species *Mitra (Strigatella) auriculoides* REEVE, and on pl. 26, figs. 84, 84, he figured the excluded syntype of *M. unifascialis*, which is a worn *M. coronata*; in his " Errata " he gave the name " *M. nucleola* var. " to the specimen figured on pl. 26.

Vexillum (Costellaria) unifascialis is a common and highly variable species, which lives throughout the tropical Indo-Pacific region.

Mitra bacillum Lamarck, 1811
(Fig. 48)

1811. *Mitra bacillum* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:219, No. 66

1822. *Mitra bacillum* Lamarck, Anim. s. vert., 7:321

Habite...; mon cabinet; length 16-20 mm; mss. 1 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 1 specimen.

Lamarck based his description on one specimen only, but since this specimen had a portion of the spire missing, he estimated the probable length of the specimen by giving a size range 16-20 mm. The holotype No 1107/96: 16.5 × 6.7 × 10.7mm, is extant in the collection. The specimen is worn ane faded, also immature, and has only 4 whorls and a portion of the spire missing; it is whitish in colour, ornamented with faded, brown axial streaks, spots at the sutures, and obsolete brown streaks on the spiral cords. Sculpture consists of 15 spiral cords on the body whorl and 4 on the penultimate whorl; axial lirae are still faintly visible. The aperture is narrow and elongate, brown and smooth within; the edge of the labial lip is crimped and the columella has 6 white folds.

Reeve was the first author to misinterpret Lamarck's taxon. Under the name *M. bacillum* Lamarck, Reeve figured on pl. 16, fig. 117 a species which was later described as *Mitra astyagis* (DOHRN, 1860). Lamarck's *M. bacillum* he figured on pl. 16, fig. 120, under the name *M. flammea* (QUOY & GAIMARD).

Mitra bacillum will have to replace *M. philippinarum* A. ADAMS, 1853; the species is rather common, and inhabits localities throughout the tropical Indo-Pacific.

Mitra peronii Lamarck, 1811
(Fig. 49)

1811. *Mitra peronii* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:220, No. 71

1822. *Mitra peronii* Lamarck, Anim. s. vert., 7:322

1838. *Mitra peronii* Lamarck, Kiener, Spéc. gén. icon. coq. viv., p. 58, pl. 18, fig. 58, 58

L'Océan austral ou des grandes Indes. Péron; mon cabinet (1822); length 26 ou 27 mm; Collection Lamarck, Geneva: 1 specimen.

The extant specimen is the one figured by Kiener, and is here designated as the lectotype of *Mitra peronii*. Lamarck had at least 2 specimens, since a dimension for a smaller specimen was given in 1822 (9¾ lig.=21.9 mm); the smaller specimen could not be traced. The lectotype has 7 whorls and a worn protoconch; it is brownish in colour, ornamented with a prominent white spiral band on each whorl. Sculpture consists of *ca.* 20 spiral cords on the body whorl and 4 on the penultimate whorl; interstices are axially grooved. The aperture is narrow, smooth and brownish within, the labial lip is thick and crenulate and the columella has 4 folds.

Mitra peronii is a synonym of *M. aurantia* (GMELIN, 1791), a species which is widely distributed throughout the tropical Indo-Pacific.

Mitra limacina Lamarck, 1811

1811. *Mitra peronii* var. B, *M. limacina* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:220, No. 71

The variety *M. limacina* is a shorter, smaller form of *M. peronii* according to Lamarck's description. The type of this variety could not be traced.

Mitra pisolina Lamarck, 1811
(Fig. 50)

1811. *Mitra pisolina* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:221, No. 75

1822. *Mitra pisolina* Lamarck, Anim. s. vert., 7:322 (5¾ lig.=12.9 mm)

L'Océan indien; mon cabinet (1822); length 14-16 mm; mss. 3 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 5 specimens.

The 5 specimens extant in the collection are mounted on a de Lessert tablet. None of these specimens attain a size of 14-16 mm as given by Lamarck in 1811, but one specimen measures 12.7 mm in length, and corresponds not only to Lamarck's diagnosis but also to the indicated length of 12.9 mm given in 1822.

The specimen No. 1108/15:12.7×8.6×7.5 mm, is designated as the lectotype of *M. pisolina*. The specimen is rather worn and faded, and has 5 whorls and a worn apex; it is yellowish in colour, ornamented with moderately large, blackish-brown rhomboidal spots at the sutures and the base. Sculpture consists of *ca.* 11 coarse, arcuate and somewhat obsolete axial ribs on the body whorl and penultimate whorl; the shell is spirally finely striate and the siphonal fasciole has 4 nodulose spiral cords. The aperture is moderately narrow, the labial lip is thick, the parietal wall has a prominent callus and the columella has 3 prominent folds, of which the posterior one is the largest.

Lamarck also described a var. b, which differed mainly in colour, being orange with white maculations; this variety was obviously based on a faded example. This specimen, which was said to measure 7 lig.=15.8 mm (1822), is not among the 5 specimens in the collection.

Pusia pisolina (LAMARCK) is an uncommon species which appears to be restricted to the East Indian Ocean—West Pacific region.

Mitra dermestina Lamarck, 1811
(Fig. 51)

1811. *Mitra dermestina* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:221, No. 76

1822. *Mitra dermestina* Lamarck, Anim. s. vert., 7:323

L'Océan des grandes Indes (error!); mon cabinet; length 14 ou 15 mm; mss. 5 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 5 specimens.

Dimensions	Length	Width	Height of Aperture
Lectotype No. 1102/82/1 (Fig. 51)	14.5	8.0	8.0
Paralectotype No. 1102/82/2	16.0	8.0	9.0
Paralectotype No. 1102/82/3	12.7	6.6	6.9

All 5 specimens of *M. dermestina* are extant in the collection; besides the 3 specimens designated as lectotype and paralectotypes, the other two specimens measure 10.3 and 7.6 mm in length. The lectotype has 6 whorls and a missing protoconch; it is whitish in colour, ornamented with 3 dark brown transverse bands on the body whorl and a single band at the sutures on earlier whorls; in addition, orange transverse zones are faintly visible. Sculpture consists of 17 axial ribs on the body whorl and 16 on the penultimate whorl; interstices have deep spiral grooves, and the siphonal fasciole has 4 granulose cords. The aperture is narrow, lirate within, the labial lip is angulate and the parietal wall has a white callosity; the columella has 4 folds.

Due to Lamarck's erroneous locality indication, the species is sometimes found in old collection with various Indo-Pacific locality labels. *Pusia dermestina*, however, is a Caribbean species, and has chronological priority over *Mitra albicostata* (C. B. ADAMS, 1850), described from Jamaica.

Mitra granulifera Lamarck, 1811
(Fig. 52 a, 52 b)

1811. *Mitra granulifera* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:221, No. 77
1822. *Mitra granulifera* Lamarck, Anim. s. vert., 7:325

L'Océan des grandes Indes (error!); mon cabinet; length 8.0 mm; mss. 10 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 12 specimens.

Dimensions	Length	Width	Height of Aperture
Lectotype No. 1102/83/1 (Fig. 52 a)	7.7	4.4	5.4
Paralectotype No. 1102/83/2 (ig. 52 b)	10.9	6.6	6.8

The selected lectotype is a specimen which corresponds closest to Lamarck's given dimension; it is however, too worn, and a better preserved, larger specimen has been selected as the paralectotype. The lectotype is a specimen of 4 whorls and a worn apex; it has a greyish-white base colour and blackish-brown nodules. Sculpture consists of 5 spiral rows of rounded nodules on the body whorl and 3 rows on the penultimate whorl. The aperture is narrow, the labial lip has 5 worn denticles and the columella has 1-2 obsolete plicae.

The paralectotype has 4 whorls and a worn apex, the body whorl has 5 rows of nodules, which are arranged in 10 axial rows, and the penultimate whorl has 3 rows; the interstices of the nodules are spirally corded. The aperture is constricted, the labial lip has 4 prominent denticles of which the posterior one is the largest, and there is a distinct anal canal; the columella has 3 subequal, irregular plicae, and the siphonal canal is prominent, although short.

Mitra granulifera is not a mitrid, but a muricid of the genus *Morula* (SCHUMACHER, 1817). It appears to be a prior name for the Caribbean species *Morula nodulosa* (C. B. ADAMS, 1845).

Mitra oniscina Lamarck, 1811
(Fig. 53)

1811. *Mitra oniscina* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:221, No. 78
1822. *Mitra oniscina* Lamarck, Anim. s. vert., 7:325 (6¾ lig.=14.1 mm)

L'Océan des grandes Indes; mon cabinet; length 15 mm; mss. 6 ex.— Collection Lamarck, Geneva: 8 specimens.

There are 2 specimens in excess of the 6 originally contained in the type-series. The largest specimen No. 1102/84: 13.8×6.2×6.5 mm, has been selected as the lectotype of *M. oniscina*. The remaining 7 specimens measure 13.7, 12.7, 12.6, 12.3, 11.9, 11.6 and 10.0 mm. The lectotype is worn and has 6 whorls and a worn brown apex; it is ornamented with white and ashy-green spiral cords, the white colour being predominant on the first half of the body whorl and earlier whorls. Sculpture consists of 15 broad axial ribs on the body whorl and 14 on the penultimate whorl; interstices have prominent spiral cords which tend to bisect the axial ribs and produce nodules at the point of intersection especially near the sutures; the siphonal fasciole has 4 nodulose spiral cords. The aperture is narrow, lirate within, part of the labial lip is broken off and the parietal wall is calloused; the columella has 4 folds.

Pusia oniscina (Lamarck) has been recorded from the Philippine-Indonesian region. *Mitra glandiformis* (Reeve, 1845), is a synonym.

Mitra tabanula Lamarck, 1811
(Fig. 54 a, 54 b)

1811. *Mitra tabanula* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:222, No. 79
1822. *Mitra tabanula* Lamarck, Anim. s. vert., 7:323

L'Océan des grandes Indes; mon cabinet; length 13 mm; mss. 3 ex.— Collection Lamarck, Geneva: 6 specimens.

Among the specimens extant in the collection, there is only one specimen approaching the dimension given by Lamarck. This specimen No. 1102/85/1: 13.3×6.3×7.5 mm, has been selected as the lectotype of *M. tabanula*. (Fig. 54 a). The other 5 specimens have the following dimension: 12.4, 11.9 (Fig. 54 b), 11.8, 11.1 and 10.3 mm. The lectotype is worn and faded, and has 7 whorls and a worn protoconch; it is uniformly orange-brown in colour. Sculpture consists of 15 elevated, slender spiral cords on the body whorl and 4 on the penultimate whorl; sutures are indistinct and the interstices of the spiral cords are axially striate. The aperture is narrow, brownish and smooth within, the labial lip is thickened and crenulate and the columella has 4 folds. The body whorl near the parietal wall is holed in this position.

Mitra tabanula is known from the East Indian Ocean and the Western Pacific.

Mitra pediculus Lamarck, 1811
(Fig. 55)

1811. *Mitra pediculus* Lamarck, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:222, No. 80
1822. *Mitra pediculus* Lamarck, Anim. s. vert., 7:323

1838. *Mitra pediculus* Lamarck, Kiener, Spéc. gén. icon. coq. viv., p. 55, pl. 16, fig. 53, 53

L'Océan des grandes Indes (et Nouvelle-Hollande, 1822); mon cabinet; length 9-11 mm; mss. 4 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 8 specimens.

The collection now contains 8 specimens which are mounted on a de Lessert tablet; all the specimens are badly worn and stained. Specimen No. 1108/14: 10.0×5.5×5.6 mm, has been selected as the lectotype of *M. pediculus*; this is the specimen which has been figured by Kiener. The lectotype is worn and faded and has 4 whorls and a worn apex; it is orange-brown in colour, ornamented with white spiral cords. Sculpture consists of 12 prominent spiral cords on the body whorl and 4 cords on the penultimate whorl; interstices are sculptured with axial striae. The aperture is narrow, smooth within, the labial lip is thick and crenulate and the columella has 3 folds.

Lamarck's species is the *Mitra pediculus* auctt.; in live-taken specimens the white spiral cords contrast with the dark reddish-brown colour of the shell. The species is widely distributed throughout the tropical Indo-Pacific.

Colombella bizonalis Lamarck, 1822
(Fig. 56)

1822. *Colombella bizonalis* Lamarck, Anim. s. vert., 7:294, No. 6

Habite...; mon cabinet; length 10½ lig.=23.6 mm; mss. 2 ex.—Collection Lamarck, Geneva: mixed with specimens from the de Lessert collection.

We have selected as lectotype of *C. bizonalis* a specimen which closely approaches Lamarck's given dimension, and which resembles the specimen figured in the Encycl. Méth., (pl. 375, figs. 7 a, b), except that the pattern is faded. The lectotype No. 1108/25: 22.7×14.2×15.4 mm, is rather worn and faded, and has 4 whorls and a worn apex; it is fawn in colour, ornamented with white, broad axial lines. The only visible sculpture consists of *ca.* 6 spiral cords on the siphonal fasciole. The aperture is narrow, smooth within, the labial lip is thickened with an interior tooth-like swelling, and the columella has 4 folds.

C. bizonalis is not a columbellid, but is a synonym of the common Indo-Pacific species *Mitra (Strigatella) litterata* (Lamarck, 1811). The generic name *Columbella* has been misspelled " *Colombella* " by Lamarck.

Colombella hebraea Lamarck, 1822
(Fig. 57)

1822. *Colombella hebraea* Lamarck, Anim. s. vert., 7:295, No. 8

Habite...; mon cabinet; length 8¼ lig.=18.6 mm; mss. 3 ex.—Collection Lamarck, Geneva: mixed with specimens from the de Lessert collection.

There is an 18.3 mm long specimen in the collection which closely approaches the dimension given by Lamarck; this specimen, however, is in such a deteriorated condition that Lamarck could have hardly based his description on this particular specimen. Specimen No. 1108/26: 20.0×10.7×13.5 mm, has been designated as the lectotype of *C. hebraea*; this specimen conforms to Lamarck's diagnosis in all respects, but is a fraction larger. The lectotype has 5 whorls and a missing protoconch; it is white in colour, ornamented with brown, irregular maculations. The shell is smooth, except for spiral striae which are more prominent on the lower half of the body whorl and become spiral cords on the siphonal fasciole. The aperture is narrow, white and smooth within, the labial lip is thickened interiorly and the columella is calloused and has 4 folds.

Colombella hebraea is a synonym of the Indo-Pacific species *Mitra (Strigatella) litterata* (LAMARCK, 1811).

Cancellaria ziervogeliana Lamarck, 1811
(Fig. 58)

1798. Tabl. Encycl. Méth., pl. 375, figs. 9 a, b

1822. *Cancellaria ziervogeliana* Lamarck, Anim. s. vert., 7:115, No. 12

Habite...; mon cabinet; length 11¾ lig. = 26.4 mm; mss. 1 ex.—Collection Lamarck, Geneva: 3 specimens.

The holotype No. 1108/6: 25.2×16.2×18.2 mm, is extant in the collection; the type has been figured in the Encycl. Méth.. The holotype has 7 whorls and a white worn apex; it is dark brown in colour. Sculpture consists of *ca.* 20 axial ribs on the body whorl and 17 on the penultimate whorl; the axial ribs are cingulate at the sutures, and interrupted on the lower half of the body whorl by prominent, coarse and somewhat nodulose spiral cords. The aperture is constricted, the labial lip has 7 prominent white denticles and the parietal wall has a distinct white callus; the columella is white and has 4 strong folds.

Cancellaria ziervogeliana has been wrongly assigned to the family Cancellariidae. It belongs in the synonymy of *Zierliana ziervogelii* (GMELIN, 1791), a species living in the Indo-Pacific region.

APPENDIX

The following species were described by Lamarck from the collection of the Muséum d'Histoire Naturelle in Paris:

Mitra sanguinolenta (LAMARCK, 1811), Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:200, No. 9.

L: 33 mm. The type of this species has been figured by J. M. Cate, 1962, The Veliger, 5(2): pl. 11, fig. 2.

M. ferruginea Lamarck, 1811, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:200, No. 10. L: 46 mm. The paralectotype is in the Muséum d'Histoire Naturelle in Geneva.
M. melaniana Lamarck, 1811, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:212, No. 42. L: 46-47 mm.
M. limbifera Lamarck, 1811, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:214, No. 49. L: 38 mm. The possible type is in the Muséum d'Histoire Naturelle in Geneva.
M. conularis Lamarck, 1811, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:219, No. 67. L: 19-20 mm.
M. arenosa Lamarck, 1811, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:219, No. 68. L: 20 mm.
M. clavulus Lamarck, 1811, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:219, No. 69. L: 25-26 mm.
M. litterata Lamarck, 1811, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:220, No. 70. L: 20 mm.
M. obliquata Lamarck, 1811, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:220, No. 72. L: 15-16 mm.
M. plumbea Lamarck, 1811, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:220, No. 73. L: 16 mm.
M. larva Lamarck, 1811, Ann. Mus. d'Hist. Nat., 17:220, No. 74. L: 17-18 mm.

Summary

Lamarck enumerated a total of 89 species of Mitridae in 1811 and 1822. Eighteen species were described by previous authors, 2 non-binomials were validated by Lamarck, and 69 species were introduced as new to science (63 species in 1811 and 6 species in 1822). One species, i.e. *Mitra granulifera*, belongs to the family Muricidae, while 3 species described in the genera *Colombella (=Columbella)* and *Cancellaria*, belong to the Mitridae.

From the 71 specific names introduced as new or made available for taxonomic usage, 27 names are considered acceptable and referrable to living species, 39 names are synonyms of previously described species, and 5 are *species inquirendae* (species described from the Museum collection). The types of 60 species (*M. cingulata-M. cinctella* and *M. harpifera-M. harpaeformis* have the types in common), are extant in the Lamarck collection of the Muséum d'Histoire Naturelle in Geneva. Types of 2 species were integrated with specimens in the de Lessert collection, and the type of *Mitra melongena* cannot be found.

Zusammenfassung

Lamarck führte in den Jahren 1811 und 1822 eine Gesamtzahl von 89 Arten von Mitridae an. Unter diesen waren 18 Arten durch frühere Autoren beschrieben worden, 2 nicht binominale wurden gültig und 69 Arten als neu für die Wissenschaft von Lamarck beschrieben (63 Arten im Jahre 1811 und 6 im Jahre 1822). Die Art *Mitra granulifera* gehört jedoch zur Familie Muricidae, während 3 Arten, die in den Gattungen *Colombella (= Columbella)* und *Cancellaria* beschrieben wurden, zur Familie Mitridae gehören.

Von den 71 Artnamen, die von Lamarck neu eingeführt oder gültig beschrieben wurden, werden 27 als annehmbar und auf lebende Arten beziehbar

betrachtet, 39 Namen sind Synonyme von bereits vorher beschriebenen Arten und 5 sind *species inquirendae* (Arten, die nach Museumssammlungen beschrieben wurden). Die Typen von 60 Arten (*M. cingulata* und *M. cinctella* haben einen gemeinsamen Typus ebenso *M. harpifera* und *M. harpaeformis*) befinden sich in der Sammlung Lamarck des Naturhistorischen Museums in Genf. Die Typen von 2 Arten wurden mit Exemplaren der Sammlung de Lessert vereinigt und der Typus von *Mitra melongena* kann nicht aufgefunden werden.

Résumé

Lamarck (1811 et 1822) énumérait au total 89 espèces de Mitridae. Parmi celles-ci, 18 avaient été décrites antérieurement par d'autres auteurs, deux espèces non binominales ont été validées et 69 espèces ont été décrites comme nouvelles pour la science (63 en 1811 et 6 en 1822). L'espèce *Mitra granulifera* est en réalité un Muricidae, tandis que 3 espèces décrites comme appartenant aux genres *Colombella (=Columbella)* et *Cancellaria* sont des Mitridae.

Des 71 noms nouveaux ou validés par Lamarck, 27 sont considérés comme acceptables et se rapportant à des espèces vivantes, 39 sont des synonymes d'espèces décrites antérieurement et 5 sont des *species inquirendae* (espèces décrites d'après les collections du Muséum de Paris). Les types de 60 espèces se trouvent dans la collection Lamarck du Musée d'Histoire naturelle de Genève (*M. cingulata* et *M. cinctella* ont leurs types en commun, de même *M. harpifera* et *M. harpaeformis*). Les types de deux espèces étaient réunis avec des spécimens de la collection de Lessert, et le type de *Mitra melongena* n'a pas pu être trouvé au moment de ce travail.

Acknowledgements

I should like to express my thanks to Dr. E. Binder, Muséum d'Histoire Naturelle, Geneva, for the assistance extended during my visit to the Museum and for the access to the collections in his care. Mr. Voide's kind help has been much appreciated. The photographs accompanying this paper have been kindly provided by the Muséum d'Histoire Naturelle, Geneva (Photographer G. Dajoz).

This study was supported by a National Research Council postdoctoral Research Associateship with the Smithsonian Institution, U.S. National Museum, Washington, D.C.

References

Cate, J. M. 1962. *A new species of Mitra (Gastropoda) from Hawaii.* The Veliger, 5(2): 80-83; plts. 10-11.

Chemnitz, J. H. 1780-1795. *Neues systematisches Conchylien-Cabinet* (continuation of F. H. W. Martini). Nürnberg, Vols. 4-11.

GMELIN, J. F. 1791. *Systema naturae per regna tria naturae*. Ed. 13. Leipzig, 1(6): 3021-3910.

KIENER, L. C. 1838-1839 *Spécies général et iconographie des coquilles vivantes. Famille des Columellaires, genre Mitre*. Paris, 3: 1-120; plts. 1-34.

LAMARCK, J. B. P. A. de M. de 1798. *Tableau Encyclopedique et Méthodique des trois règnes de la Nature. Mollusques Testacés*. Paris, plts. 287-390.

— 1811. *Sur la détermination des espèces parmi les animaux sans vertèbres, et particulièrement parmi les mollusques testacés (Mitra)*. Ann. Mus. d'Hist. Nat. Paris, 17: 195-222.

— 1822. *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. Mollusques*. Paris, 7: 1-711.

REEVE, L. A. 1844-1845. *Conchologia Iconica; monograph of the genus Mitra*. London, 10: plts. 1-39.

RÖDING, P. F. 1798. *Museum Boltenianum sive catalogus cimeliorum; pars secunda Conchylia*. Hamburg, pp. i-viii; 1-199

STOLL, N. R. *et al.* 1964. *International Code of Zoological Nomenclature adopted by the XV International Congress of Zoology*; 2nd ed., London, pp. i-xvii; 1-176.

ALPHABETICAL INDEX TO LAMARCK'S SPECIES

Mitra adusta, p. 959
M. amphorella, p. 976
M. archiepiscopalis, p. 957
M. aurantiaca, p. 976
M. bacillum, p. 985
Colombella bizonalis, p. 990
Mitra cinctella, p. 968
M. cingulata, p. 968
M. conulus, p. 974
M. cornea, p. 972
M. cornicularis, p. 970
M. coronata, p. 977
M. corrugata, p. 964
M. costellaris, p. 965
M. crenifera, p. 962
M. crocata, p. 960
M. cucumerina, p. 978
M. dermestina, p. 987
M. ebenus, p. 980
M. fenestrata, p. 973
M. ferruginea, p. 957
M. ficulina, p. 983
M. fissurata, p. 969
M. flavofusca, p. 959
M. granatina, p. 962
M. granulifera, p. 988
M. granulosa, p. 959
M. harpaeformis, p. 980
M. harpifera, p. 980
Colombella hebraea, p. 990
Mitra lactea, p. 969
M. limacina, p. 986
M. limbifera, p. 975
M. lutescens, p. 970
M. lyrata, p. 966
M. melongena, p. 967
M. microzonias, p. 982
M. millepora, p. 956
M. muriculata, p. 979
M. nexilis, p. 960
M. nigrina, p. 966
M. nucleola, p. 984
M. olivaria, p. 961
M. oniscina, p. 988
M. pediculus, p. 989
M. peronii, p. 986
M. pisolina, p. 986
M. pontificalis, p. 955
M. puncticulata, p. 955
M. retusa, p. 982
M. scabriuscula, p. 961
M. semifasciata, p. 981
M. serpentina, p. 963
M. stigmataria, p. 968
M. striatula, p. 971
M. subulata, p. 972
M. tabanula, p. 989
M. taeniata, p. 964
M. terebralis, p. 958
M. texturata, p. 974
M. torulosa, p. 979
M. tringa, p. 973
M. unifascialis, p. 984
M. versicolor, p. 957
M. zebra, p. 978
Cancellaria ziervogeliana, p. 991

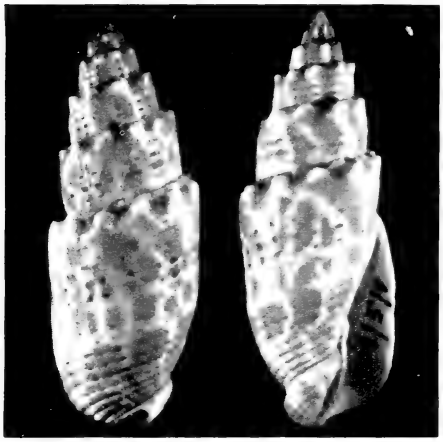


FIG. 1.

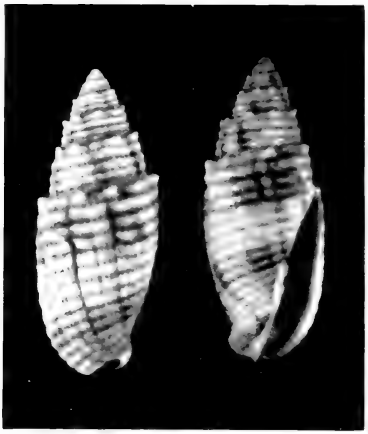


FIG. 2.

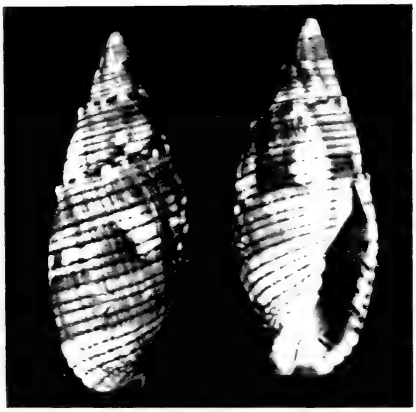


FIG. 3.

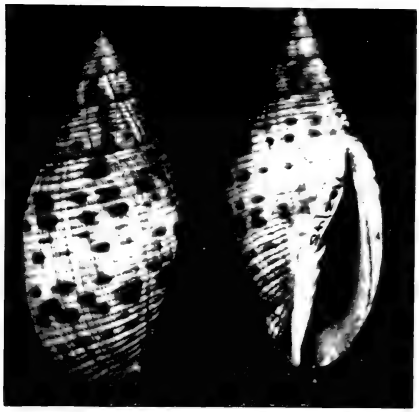


FIG. 4.

FIG. 5.

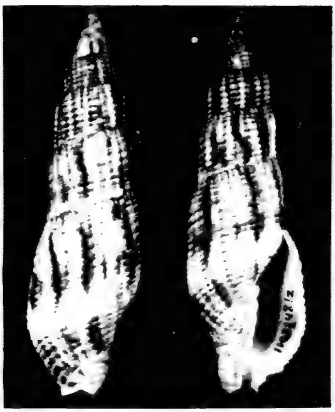


FIG. 6.

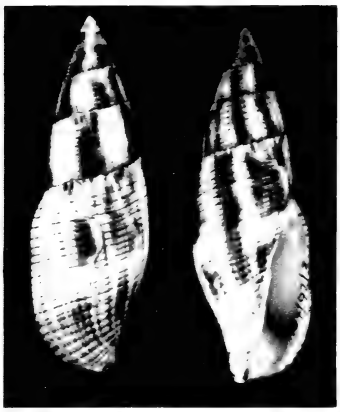


FIG. 7.

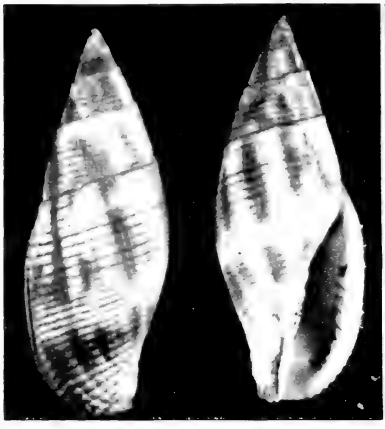


FIG. 8.

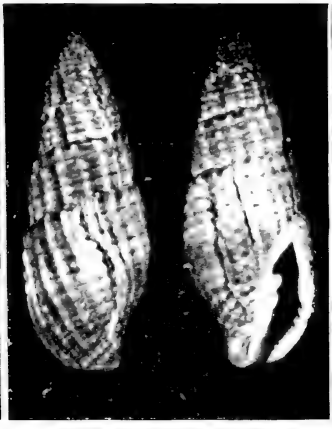


FIG. 9.

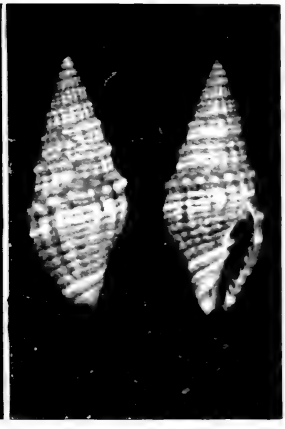


Fig. 10.

FIG. 11.

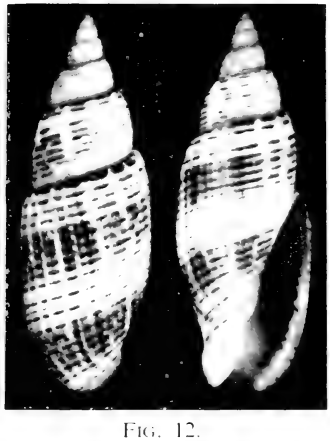


FIG. 12.

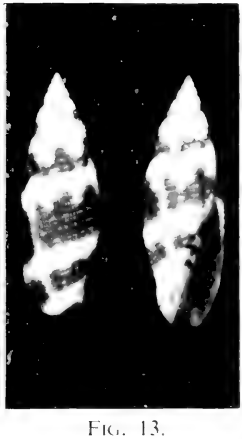


FIG. 13.

FIG. 14

FIG. 15.

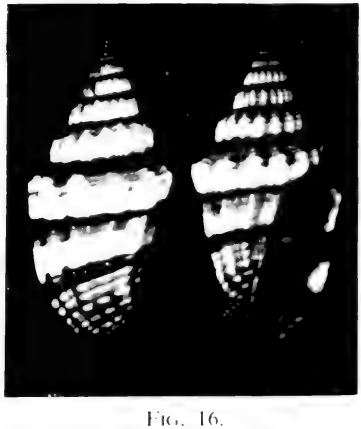


FIG. 16.

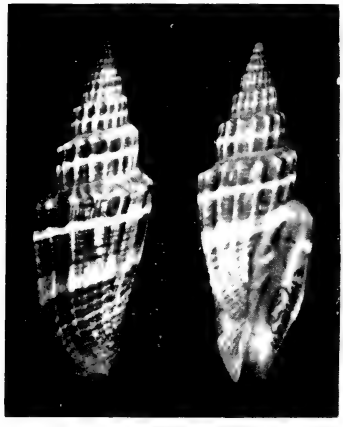


FIG. 17.

FIG. 18.

FIG. 19.

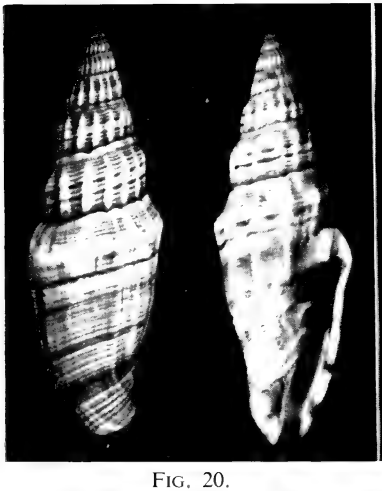


FIG. 20.

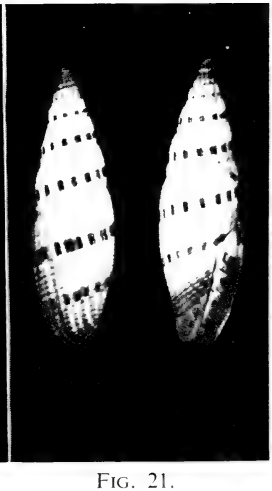


FIG. 21.

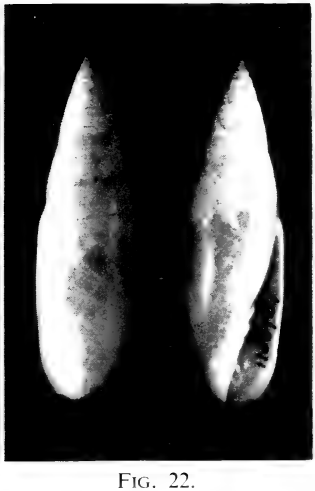


FIG. 22.

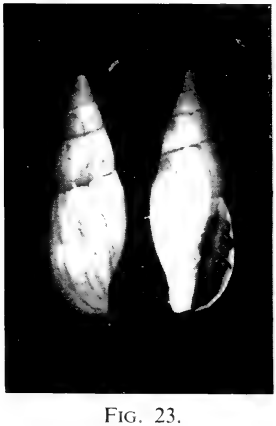


FIG. 23.

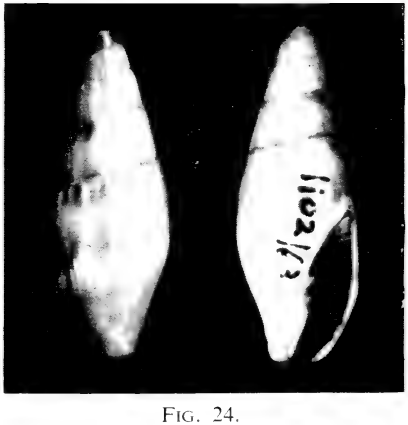


FIG. 24.

FIG. 25.

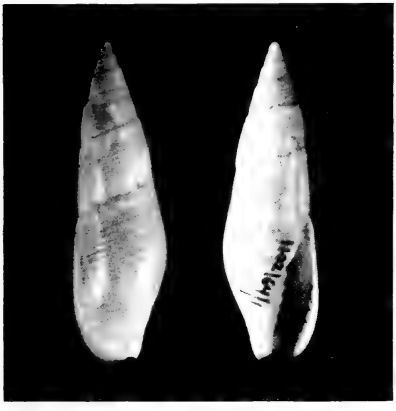


FIG. 26.

FIG. 27.

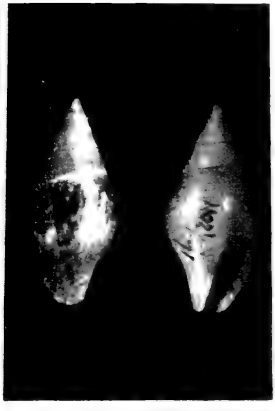


FIG. 28.

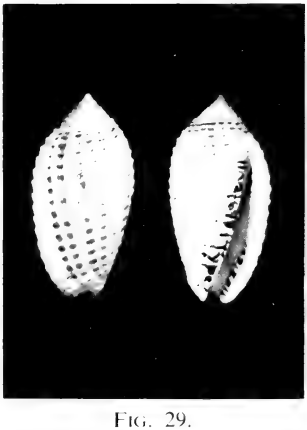


FIG. 29.

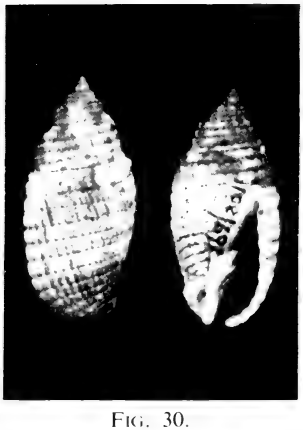


FIG. 30.

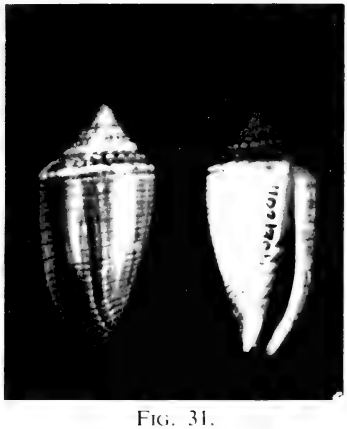


FIG. 31.

FIG. 32.

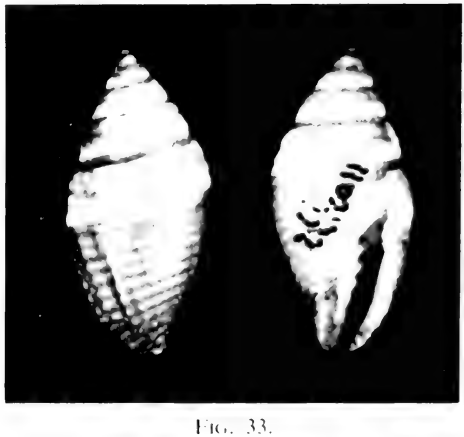


FIG. 33.

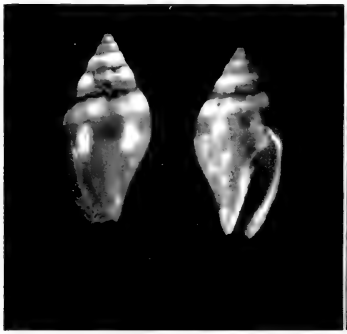
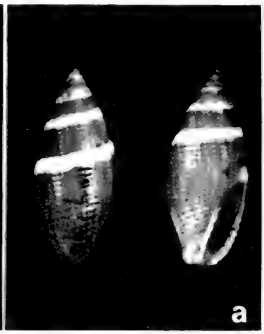


FIG. 34.



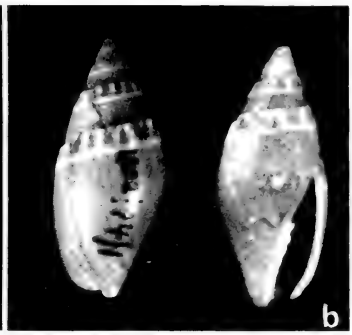


FIG. 35.

FIG. 36.

FIG. 37.

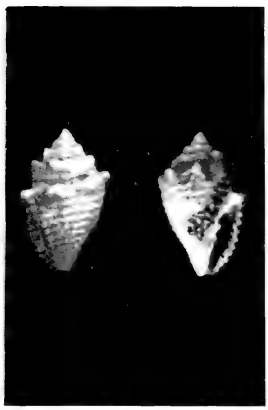


FIG. 38.

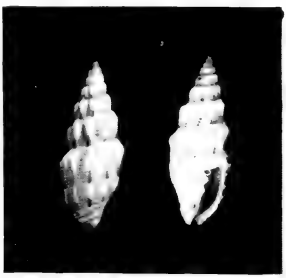


FIG. 39.

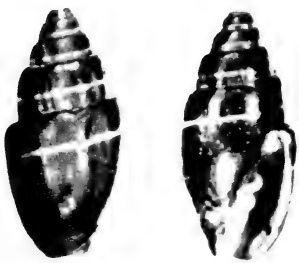


FIG. 40.

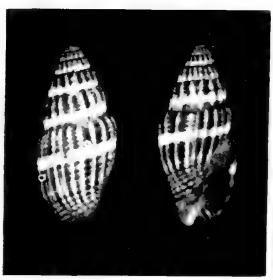


FIG. 41.

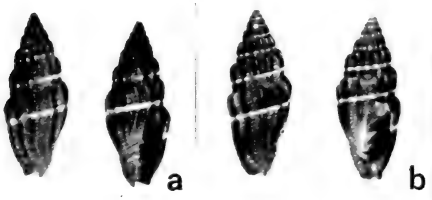


FIG. 41.

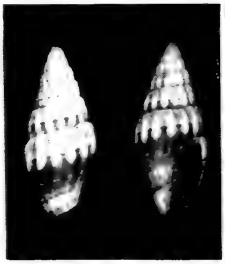


FIG. 42.

FIG. 43.

FIG. 44.

FIG. 45.

FIG. 46.

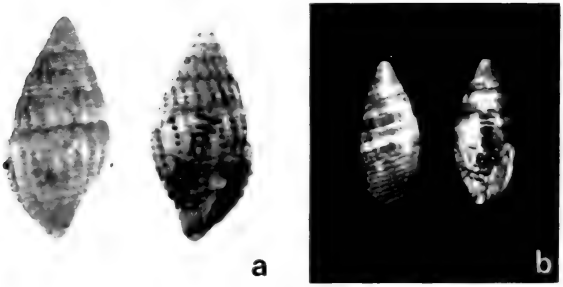


FIG. 47.

FIG. 48.

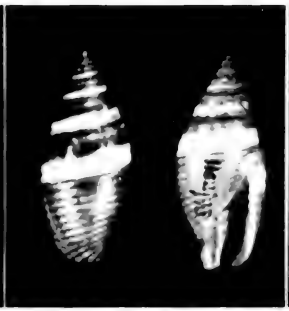


FIG. 49.

FIG. 50.

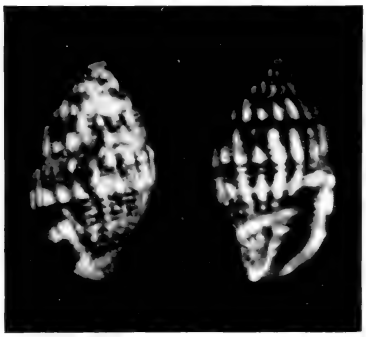


FIG. 51.

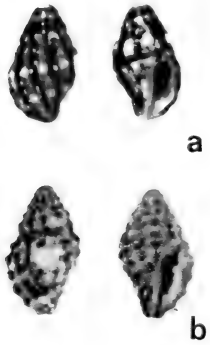


FIG. 52.

FIG. 54.

FIG. 53.

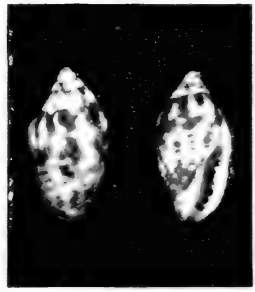


FIG. 56.

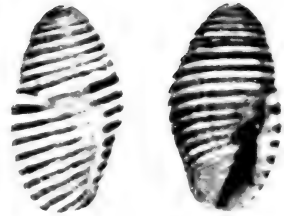


FIG. 55.

FIG. 57.

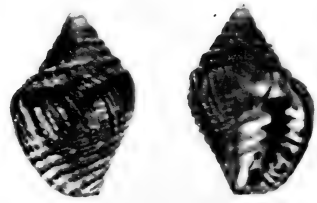


FIG. 58.

Tome 76, nº 50 — Décembre 1969

Das Zentralnervensystem der Zahn- und Bartenwale[1]

von

G. PILLERI und M. GIHR
Hirnanatomisches Institut Waldau-Bern (Schweiz)

Mit 6 Textabbildungen, 8 Tafeln und 13 Tabellen

INHALT

EINLEITUNG 996
HIRNGEWICHTE UND HIRN- KÖRPERGEWICHTSBEZIEHUNGEN 1002
ANATOMIE DES ZNS 1005
Rückenmark und Spinalnerven 1005
Hirnnerven und Hirnnervenkerne:
Nervus olfactorius 1006
Nervus opticus 1006
Nervus oculomotorius, trochlearis, abducens 1009
Nervus trigeminus 1010
Nervus facialis 1011
Nervus stato-acusticus 1012
Nervus glossopharyngicus, vagus, accessorius 1013
Nervus hypoglossus 1014
Hirnstamm:
Medulla oblongata, Pons, Mittelhirn 1014
Cerebellum 1021
Zwischenhirn 1023
Hypothalamus und Neurosekretion 1024
Hypophyse 1025
Telencephalon 1025
DISKUSSION UND ZUSAMMENFASSUNG 1027
DISCUSSION AND SUMMARY 1030
LITERATUR 1034

[1] 50. Beitrag zur Kenntnis der *Cetacea*. Durchgeführt mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

EINLEITUNG

Die Cetaceen sind von den Säugetieren sicherlich die am meisten atypischen und in auffallendem Grade spezialisiert. Ihr Ursprung verliert sich in der geologischen Vergangenheit, heute noch ohne Spuren. Es sind bisher keine intermediären Formen zwischen den Walen und den kreidezeitlichen Ahnen der Placentalia bekannt. „ Plötzlich" erscheinen sie im Tertiär und zwar an die hochspezialisierte Lebensweise schon sehr weitgehend angepasst. Es ist anzunehmen, dass sie sich von ihren Eutherienahnen schon sehr früh losgetrennt haben.

Die frühesten Fossilfunde stammen aus Sedimenten von mitteleozänem Alter. Diese Wale *(Archaeoceti)* werden durch die Gattungen *Eocetus* und *Protocetus* aus dem Mitteleozän und durch *Zeuglodon* aus dem oberen Eozän vertreten. Sie hatten ruderähnlich gestaltete vordere Extremitäten, keine hinteren Extremitäten und einen langen Schwanz. Der Schädel war primitiver gebaut als bei den recenten Walen. Das Gebiss war heterodont. Die Nasenöffnungen der Urwale waren noch weit nach vorne und nicht — wie bei den recenten Arten — auf dem Scheitel des Schädels gelegen (Abb. 1). Rekonstruktionen des Gehirns der Archaeoceten durch Endokranialausgüsse weisen auf eine geringe Cephalisation hin, eine sehr bescheidene Entfaltung der Grosshirnhemisphären, vor allem im Neocortexabschnitt, mächtige Bulbi und Tractus olfactorii, starke Ausbildung des Palaeocortex, ein Ueberwiegen des Kalibers des Nervus vestibularis über das des Nervus acusticus (*Edinger* 1955) und eine auffallend starke Entwicklung des Cerebellum, dessen Paraflocculi seitlich vom Lobus medianus (Vermis) zwei mächtige Vorwölbungen bilden (*Dart* 1923).

Ob die Urwale als die Ursprungsformen der späteren Cetaceen anzusehen sind, ist noch eine strittige Frage. Nach *van Valen* (1968) wären die mitteleozönen Gattungen *Protocetus* und *Pappocetus* als direkte gemeinsame Vorfahren der modernen Zahn- und Bartenwale zu betrachten. Diese treten im Laufe des späteren Eozän und Oligozän auf, und im miozänen Alter sind bereits alle Familien der modernen Wale entstanden. Zwei Linien der Evolution entwickeln sich, die der Zahnwale *(Odontoceti)* und die der Bartenwale *(Mysticeti)* ; Abb. 1. Daneben entwickelt sich im späteren Oligozän eine weitere Gruppe kleiner Odontoceten, die sich im Miozän stark entfaltet, die Squalodontier. Trotz des archaischen Gebisses war der Schädel von *Prosqualodon* fortgeschritten mit am Scheitel gelegener Nasenöffnung. Diese Gruppe von Walen ist aber im Pliozän nicht mehr auffindbar.

Bei den Zahnwalen bestand ein frühzeitiger Trend zum Gigantismus, der seinen Höhepunkt bei den Physeteriden erreichte. Die maximalen Körperproportionen werden jedoch von den jetzigen Mysticeten erreicht, die mit 150 Tonnen (Blauwal) das absolut grösste Wirbeltiergewicht — Dinosaurier inbegriffen —

erreichen. Die Bartenwale sind weniger artenreich als die Denticeten und leiten sich von den *Cetotherien*, den primitiven Mysticeten, ab, bei denen die Zähne sich allmählich zurückgebildet hatten und der Schädel schon deutliche Mysticeten-merkmale aufweist.

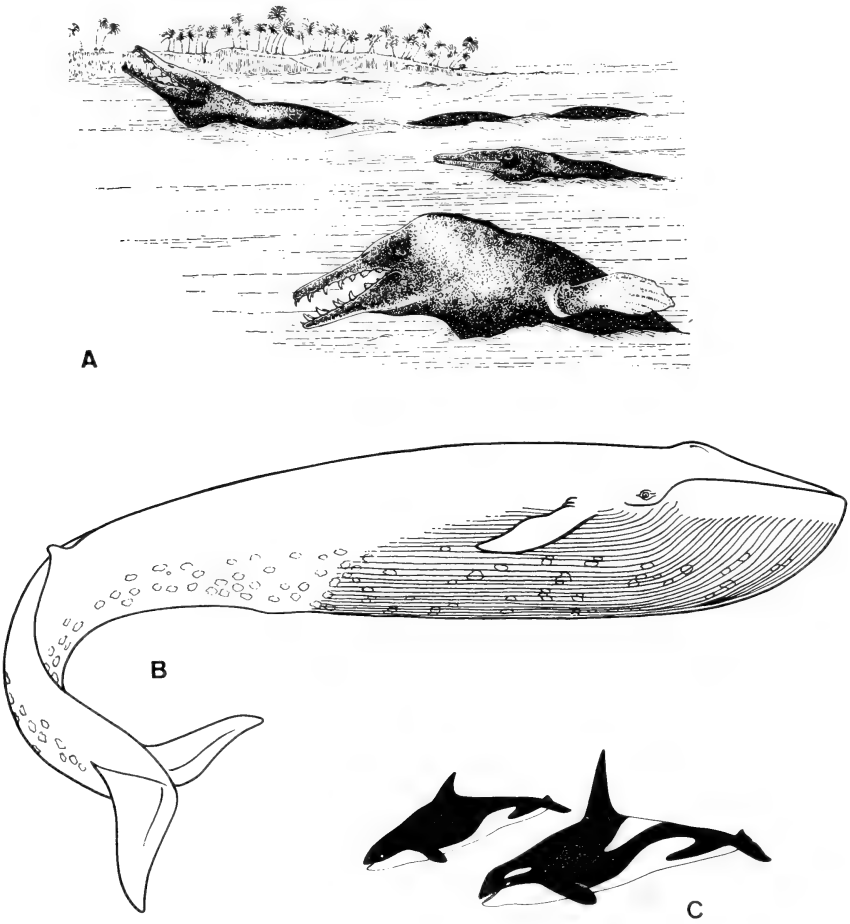


Abb. 1.

A, Urwale *(Zeuglodontidae)*; B, Bartenwale *(Balaenoptera musculus)*; C, Zahnwale *(Orcinus orca)*.

Trotz dieser Funde bleibt die Grundfrage der Phylogenese der Cetaceen noch offen. Viele Befunde sprechen für eine pluriphyletische Abstammung in Form getrennter Entwicklungslinien, *Archaeoceti*, *Odontoceti* und *Mysticeti* und deuten darauf hin, dass es sich bei den gemeinsamen Merkmalen der Ordnung der Cetacea um den Ausdruck einer adaptiven Konvergenz handelt (Yablokov 1964).

TABELLE 1: *Körperlänge, Körpergewicht und Hirngewicht von* Odontoceti *und* Mysticeti

Species	Tier Nr.	Geschlecht	Autor	Fangort und Jahr	Körperlänge cm	Körpergewicht kg	Hirngewicht g	Bemerkungen
ODONTOCETI								
Susuidae								
Susu gangetica	T 326		Pilleri	Yamuna, New Delhi	100	11	150	subadult
Inia geoffrensis	T 417	♂	Pilleri	Rio Ibaré, Puerto Almacén, Beni 1968	163	28,00	460	subadult
	T 418	♀	Pilleri	Boca Axojo, Arpiri House, Rio Ibaré, Beni 1968	208	57,20	645	
	T 419	♀	Pilleri	Puerto Almacén, Lagune Toribiocanal, Beni 1968	216	67,60	590	
	T 420	♀	Pilleri	Toribiocanal zu Rio Mamoré, Beni 1968	150	26,00	505	subadult
		♂	Layne & Caldwell	Upper Amazonas	187,7	60,00*	525	* interpoliert nach Körperlänge-Körpergewichtsbeziehung von *Delphinus delphis*
Monodontidae								
Delphinapterus leucas	T 202		Pilleri	Nowaja Semlja		500	2150	
		♀	Crile & Quiring	1940		303,23	2354	
		♂	Quiring			441,31	2349	
			Mangold-Wirz	1966		500	2330	
Phocaenidae								
Phocaena phocaena		♂	Weber	1897	144	53,8	512	
		♂			77	6,75	199	
		♂			98	12	300	
		♀			112	14,9	381	
		♂			108,5	24,5	406	
		♂			123	30,2	408	
		♂	Crile & Quiring	1940		142,43	1735	
		♀	Andersen	1968	163	61,1	500	
		♀			107	23,0	380	
			Mangold-Wirz	1966		44,3	621,4	
			Flatau & Jacobsohn			18	468	
Phocoenoides truei	T 421	♀	Pilleri	Japan 1968	175	58	715	
	T 422	♀			183	68	825	
	T 425	♀			205	80	850	
	T 426	♂			195	85	883	
	T 427	♀			185	80	779	
	T 428	♀			185	92	1045	
	T 429	♀			180	86	1036	
Phocoenoides dalli	T 423	♀	Pilleri	Japan 1968	185	78	792	
		♀	Ridgway et al.	1966		70	760	
		♀				115	948	
		♀				110	793	
Delphinidae								
Delphinus delphis	T 366	♂	Pilleri	Westl. Mittelmeer 1966 und 1967	185	58	875	
	T 367	♂			178	54	824	
	T 368	♂			159	59	820	
	T 369	♂			180	50	785	
	T 372	♂			161	42	675	

	T 371	♀				162	47	700	
	T 373	♀				160	40	660	
	T 374	♂				175	55	760	
	T 375	♂				153	37	788	
	T 376	♂				167	48	778	
	T 377	♂				190	61	830	
	T 378	♀				186	59	815	
	T 379	♀				168	52	685	
	T 380	♂				172	50	790	
	T 381	♂				195	65	750	
	T 382	♂				193	66	842	
	T 391	♂				164	52	635	
	T 402	♂				153	37	650	
	T 404	♂				111	16	510	subadult
	T 390	♀				172	52	780	
Stenella styx	T 389	♀	Pilleri	Westl. Mittelmeer	1966 und 1967	180	65	840	
	T 392	♀				186	63	930	
	T 393	♀				182	64	785	
	T 394	♀				155	36*	795	* ohne Inhalt
	T 398	♀				172	62	980	
	T 400	♀				160	45	690	
	T 370	♂				147	35	692	
	T 388	♂				166	42	805	
	T 395	♂				168	51	840	
	T 399	♂				196	71	835	
Tursiops truncatus		♀	Lilly & Miller		1962	162,6	45,50	1100	
		♀	Lilly & Kruger		1958, 1959	198,1	66,00	1175 b	
		♀				215,9	97,70	1330 b	b = perfundiert mit 10% Formalin
		♂				233,7	117,30	1520 b	
		♂				240,0	140,00	1588 b	Werte zur Berechnung der Regressions-
		♂				259,1	156,00	1685 b	geraden
		♂				256,5	153,60	1707 b	
			v. Bonin		1937		287,00	1886	
		♀	Ridgway et al.		1966	182	60	1353	
		♀				198	102	1588	
		♀				158	80	1300	
		♀				235	120	1296	
		♂				182	95	1389	
		♂				212	100	1555	
		♂					63	1540	
						133	40	1268	subadult
	T 887		Pilleri	Nördl. Adria	1953	340	250	2010*	* Formalingewicht
	T 1072				1957	300	240	2020*	
	T 430				1968	285	200	1930	
	T 302		Pilleri	Faeroer	1964	290	220	2230*	
	T 303					290	220	2240*	
		♀	Weber		1897	296	278	1886	
Lagenorhynchus albirostris obliquidens		♀	Weber		1897	179	67,5	1126	
		♂	Ridgway et al.		1966	188	110	1285	
		♂				172	70	1046	
		♂				198	100	1136	
		♀				172	79	1079	
acutus			Mangold-Wirz		1966		120	1200	
Grampus griseus	T 406	♀	Pilleri	Westl. Mittelmeer	1967	275	234	2270	
Globicephala melaena			Weber		1897		1000	2511	
			v. Bonin		1937		983	2458	
		♂	Petit		1905	492	1200	3050*	Formol-Alkohol-Gewicht

TABELLE 1: *(Fortsetzung)*

Species	Tier Nr.	Geschlecht	Autor	Fangort und Jahr	Körperlänge cm	Körpergewicht kg	Hirngewicht g	Bemerkungen
Orcinus orca		♀	Lilly	1964	523	1861,70	4500	
Physeteridae								
Physeter macrocephalus			Kojima	1951	1520	35000*	8000	* berechnet nach Werten von Omura (1950)
					1490	34000*	7000	
					1640	42500*	6400	
					1490	34000*	7300	
					1520	35000*	7700	
					1580	41000*	7000	
					1640	42500*	8700	
					1490	34000*	9200	
					1400	28000*	8600	
					1580	41000*	9000	
					1490	34000*	8000	
					1490	34000*	7000	
					1640	42500*	8000	
					1580	41000*	7000	
					1580	41000*	8000	
					1490	34000*	8200	
		♂	Quiring	1943		39000	8338	
			Mangold-Wirz	1966		17000	5428	
MYSTICETI								
Eschrichtiidae								
Eschrichtius glaucus	T 409	♂	Pilleri	California	1160	17000*	3900	* berechnet nach Werten von Wolman (1968)
	T 410	♂			1068	12000*	4200	
	T 413	♂			1082	13000*	4800	
	T 414	♂			1220	20000*	4500	
	T 415	♂			1170	17000*	4500	
	T 416	♂			990	9600*	4000	
Balaenopteridae								
Balaenoptera physalus		♂	Jansen	1952, 1953	1524,0	18600*	5970**	* berechnet nach Werten von Omura (1950)
		♀			2072,6	40000*	6500	
		♂			1645,9	23000*	6850**	** 1 Jahr in 10% Formalin
		♂			1981,2	36000*	6920**	
		♂			1645,9	23000*	7100	
		♂			1645,9	23000*	7320***	*** 1 Monat in 10% Formalin
		♂			2042,1	39000*	7150**	
		♀			2042,1	39300*	7875**	
			Guldberg's B. musc. Comp.		1828,8	29000*	6700 +	+ ohne Dura
		♀	Tower	1954	2060	40000*	6500	
		♂			1640	22500*	7100	
		♂			2040	39300*	7150	
		♀	Quiring	1943	2160	45000*	8325	
	T 336		Pilleri	Durban Waters 1963	2200	48000*	8100	
Megaptera novaeangliae		♂	Quiring	1943	1340	39916	6800	
		♂			1360	40823	7229	
		♂			1250	37195	5288	
Balaenoptera musculus			v. Bonin	1937		50904	3636	
Balaenidae								
Eubalaena australis	T 297	♂	Pilleri	Durban Waters 1963	1310	12500*	2750** +	** + Formalingewicht

Frühere Untersuchungen über die Ontogenese (PILLERI und WANDELER 1962) zeigen, dass die Betrachtung der Körperform allein und ihrer Umwandlung im Laufe der Ontogenese jedoch nicht ausreicht, um eine diphyletische Abstammung zu postulieren (KÜKENTHAL 1889-1893). Es sind aber heute eine ganze Reihe von

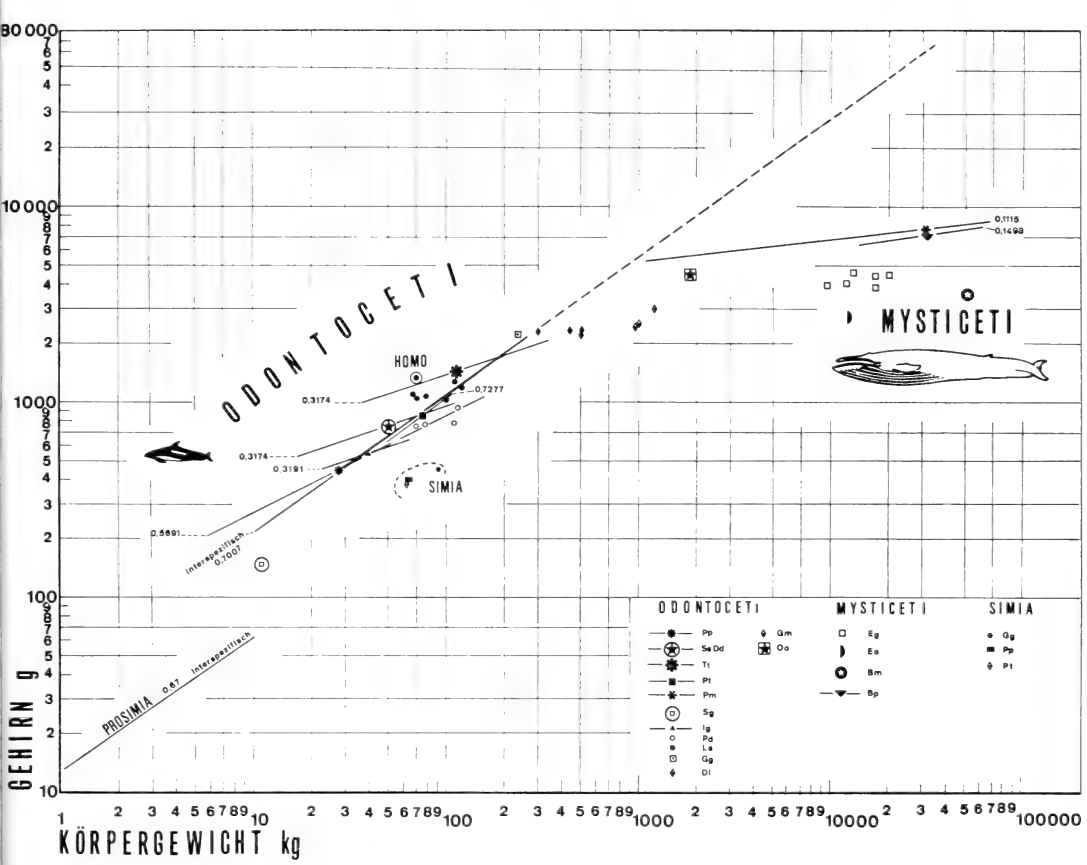


ABB. 2.

Log Hirngewicht in Abhängigkeit von Log Körpergewicht bei Odontoceten und Mysticeten.
Odontoceti: Dl = *Delphinapterus leucas*, Gg = *Grampus griseus*, Gm = *Globicephala melaena*, Ig = *Inia geoffrensis*, La = *Lagenorhynchus*, Oo = *Orcinus orca*, Pd = *Phocoenoides dalli*, Pm = *Physeter macrocephalus*, Pp = *Phocaena phocaena*, Pt = *Phocoenoides truei*, Sg = *Susu gangetica*, SsDd = *Stenella styx* und *Delphinus delphis*, Tt = *Tursiops truncatus*.
Mysticeti: Bm = *Balaenoptera musculus*, Bp = *Balaenoptera physalus*, Ea = *Eubalaena australis*, Eg = *Eschrichtius glaucus*.
Simia: Gg = *Gorilla gorilla*, Pp = *Pongo pygmaeus*, Pt = *Pan troglodytes*.

humoralen, anatomischen und histologischen Merkmalen ans Licht gefördert worden, die für eine getrennte Evolution der Zahn- und Bartenwale sprechen. Danach wären sie als besondere Ordnungen zu betrachten (YABLOKOV 1964).

Die vergleichende Neuroanatomie könnte manche Anhaltspunkte zum phyletischen Problem vermitteln; die Studien sind aber noch ungenügend vorangetrieben, um mehr über den taxonomischen Wert der Hirnstrukturen aussagen zu können. Für die meisten Arten liegt eine makroskopische Beschreibung des Gehirnes noch nicht vor, ja, man kennt nicht einmal das Gewicht des Gehirnes. Die vorliegende Arbeit möchte u.a. auf diese Lücken hinweisen.

HIRNGEWICHTE UND HIRN-KOERPERGEWICHTSBEZIEHUNGEN

Relatives Hirngewicht

Aus der Literatur sind wenige Arbeiten bekannt, die die Hirn-Körpergewichtsbeziehungen bei Cetaceen untersuchten. Guldberg (1885) gibt an, dass bei Bartenwalen das Verhältnis Hirngewicht zu Körpergewicht kleiner ist als bei irgend einem anderen Säugetier, obwohl die absoluten Werte für Gewicht und Grösse des Gehirnes diejenigen aller anderen Tiere übertreffen. Wir haben insgesamt 133 Wertepaare von Adulttieren ausgewertet, von denen 53 der Sammlung des Hirnanatomischen Institutes Bern, die übrigen der Literatur entstammen (Tab. 1). Unter Zugrundelegung logarithmischer Werte für Hirn- und Körpergewicht erfolgte die Berechnung der Allometriegeraden für die einzelnen Arten nach dem Rechenschema von Riedwyl (1966), das an anderer Stelle im Detail wiedergegeben wurde (Gihr und Pilleri 1969). Die Allometriegleichung $y = bx^a$ wird im Rechenschema zu $y = ax^b$. Die Symbole für die Nullpunktsordinate und den Relationsexponenten wurden vertauscht. Die für die einzelnen Arten ermittelten Werte sind in Tab. 2 zusammengestellt. Für sechs Arten der *Odontoceti* und eine Art der *Mysticeti* konnte bei $P = 5\%$ ein signifikanter Regressionskoeffizient b errechnet werden. Abb. 2 vermittelt einen Ueberblick über die Lage der verschiedenen Allometriegeraden. Der Uebersicht halber sind für diese Geraden nur die jeweiligen Mittelwerte eingetragen. Von den übrigen Arten, für die keine Signifikanz des Regressionskoeffizienten nachgewiesen werden konnte, sind hingegen die Einzelwerte angegeben.

Mysticeti: Es wurden fünf verschiedene Arten untersucht, von denen *Eubalaena (Balaenidae)* auf der tiefsten Cephalisationsstufe steht. *Balaenoptera physalus* hingegen, für den als einzige Art ein signifikanter Regressionskoeffizient b von 0,1498 errechnet werden konnte, weist das höchste relative Hirngewicht unter den untersuchten Bartenwalen auf, das nahezu an dasjenige von *Physeter macrocephalus* heranreicht. Die übrigen Arten liegen dazwischen. Nach der allometrischen Methode sind die *Mysticeti* niedriger cephalisiert als die Denticeten. Mangold-Wirz (1966) kam auf Grund der Bestimmung des Totalhirnindex zu der Auffassung, dass die *Mysticeti* auf derselben Stufe stehen wie die *Simiae*.

TABELLE 2: *Log Hirngewicht in Abhängigkeit von Log Körpergewicht bei* Odontoceten *und* Mysticeten

Species ♂ u. ♀	Organ	Arithmetisches Mittel Körpergewicht kg $\bar{x}$	log $\bar{x}$	Arithmetisches Mittel Organgewicht g $\bar{y}$	log $\bar{y}$	Regressionskoeffizient intraspezifisch b	Nullpunktsordinate a	Streuung der Einzelwerte um die Regressionsgerade s_y	Streuung des Regressionskoeffizienten s_b	Signifikanztest $t_b = b : s_b$	P 5%	N
ODONTOCETI												
Inia geoffrensis	Gehirn	39,34	1,5948	545,3	2,7366	0,3191	2,2275	0,0322	0,0982	3,2492	signifikant	4
Phocaena phocaena		27,80	1,4440	457,7	2,6606	0,5691	1,8386	0,1019	0,0871	6,5290	signifikant	5
Stenella styx } *Delphinus delphis*		51,29	1,7100	776,2	2,8900	0,3174	Varianzanalyse, Riedwyl (vgl. Gihr u. Pilleri, 1969)				signifikant	29
Phocoenoides truei		77,6	1,8899	868,6	2,9388	0,7277	1,5633	0,0378	0,2233	3,2580	signifikant	7
Phocoenoides dalli		91,16		820,1								
Tursiops truncatus		116,2	2,0650	1476	3,1690	0,3174	Varianzanalyse, Riedwyl (vgl. Gihr u. Pilleri, 1969)				signifikant	8
Lagenorhynchus acutus, } *albirostris* u. *obliquidens* }		88,86		1143								
Delphinapterus leucas		436,13		2295,75								
Globicephala melaena		1061		2673								
Physeter macrocephalus		31150	4,4934	7655	3,8839	0,1115	3,3828	0,0460	0,0349	3,1923	signifikant	18
MYSTICETI												
Eschrichtius glaucus		8253		4305								
Megaptera novaeangliae		39311		6439								
Balaenoptera physalus		31810	4,5026	7085	3,8503	0,1498	3,1756	0,0346	0,0711	2,1065	signifikant	14
						interspezifisch b						
ODONTOCETI												
Inia geoffrensis		59,87	1,7772	767,0	2,8848	0,7007	1,6394	0,0714	0,1356	5,1656	signifikant	6 (Mittelwerte)
Phocaena phocaena												
Delphinus delphis } *Stenella styx* }												
Tursiops truncatus												
Phocoenoides truei												
Phocoenoides dalli												

Odontoceti: Interessante Befunde ergeben sich für die Zahnwale. Der Relationsexponent ist für jede Art spezifisch und variiert zwischen 0,1115 und 0,7277. Die höchsten Anstiegsexponenten ergeben sich für *Phocoenoides truei* und *Phocaena phocaena*, d.h. Arten mit geringerem Körpergewicht, während der niedrigste Exponent bei *Physeter macrocephalus*, dem schwersten Vertreter unter den Zahnwalen, zu finden ist. Für *Stenella styx*, *Delphinus delphis* und *Tursiops truncatus* errechnete sich ein gemeinsamer Regressionskoeffizient b von 0,3174.

Es ändert sich bei den einzelnen Odontocetenarten jedoch nicht nur der Anstieg der Allometriegeraden, sondern auch deren Lage im Koordinatensystem. Von den untersuchten Arten nimmt *Susu gangetica* die tiefste Lage ein. Die Geraden von *Phocaena phocaena* und *Inia geoffrensis* liegen in geringem Abstand über dem Einzelwert von *Susu (Platanista)*. Eine gleichschwere *Phocaena* oder *Inia* besitzt demnach ein höheres relatives Hirngewicht als *Susu gangetica*.

Ueber diesen Geraden verläuft die gemeinsame Regressionsgerade von *Stenella styx* und *Delphinus delphis*. Diese Zahnwale sind gegenüber gleichschweren Vertretern von *Phocaena phocaena* oder *Inia geoffrensis* höher cephalisiert. Die Einzelwerte von *Phocoenoides dalli* liegen unterhalb der Geraden von *Phocoenoides truei*, sodass *Phocoenoides dalli* vermutlich niedriger cephalisiert sein dürfte als *truei*. *Tursiops truncatus* besitzt unter den untersuchten Denticetenarten das höchste relative Hirngewicht. Die Allometriegerade dieser Art liegt über derjenigen von *Delphinus* und *Stenella* und verläuft parallel zu ihr. Die Prüfung des Lageunterschiedes dieser beiden Geraden ergibt eine Signifikanz (GIHR und PILLERI 1969).

Bei Arten, die grösser sind als *Tursiops truncatus*, setzt bereits wieder eine Abnahme des relativen Hirngewichtes ein. Dies kommt deutlich durch die Verteilung der Mittelwerte der einzelnen Odontocetenarten zum Ausdruck. Sie liegen nicht, wie zu erwarten war, auf einer Geraden, sondern auf einer Parabel. Für die kleineren Odontoceten *(Phocaena phocaena—Tursiops truncatus)* lässt sich die Parabel durch eine Gerade ersetzen. Aus den Mittelwerten der verschiedenen Denticetenarten errechnet sich ein signifikanter Regressionskoeffizient b von 0,7007 und ergibt eine Gerade, die unter dem Winkel von 35° ansteigt.

Bezogen auf diese interspezifische Regressionsgerade hat *Susu gangetica* ein zu geringes relatives Hirngewicht. Bei einem Körpergewicht von 11 kg müsste es etwa um das 1½-fache grösser sein. Würden für die grösseren Odontocetenarten dieselben Verhältnisse gelten wie für die kleineren Arten, so müssten sie entsprechend ihres Körpergewichtes ebenfalls ein viel höheres Hirngewicht besitzen. Auf die verlängerte interspezifische Regressionsgerade bezogen, müsste *Globicephala melaena* und *Orcinus orca* bei demselben Körpergewicht ein etwa doppelt so grosses, *Physeter macrocephalus* hingegen ein etwa siebenmal grösseres relatives Hirngewicht aufweisen. So verglichen hätte der Pottwal bei einem mittleren Körpergewicht von 30 000 kg das geringste relative Hirngewicht unter den untersuchten Odontoceten.

Wie COUNT (1947) für viele Landsäuger nachgewiesen hat, so liess sich auch für die Cetaceen, insbesondere für die Odontoceten, eine Grössenabhängigkeit des Relationsexponenten, d.h. eine Abnahme des Hirngewichtes mit steigendem Körpergewicht bestätigen. Bei den Cetaceen kommt es zu einer asymptotischen Annäherung an eine Endgrösse des Gehirns, die vermutlich bei 12 000 g liegen dürfte. Dieses Gewicht wäre zugleich auch das höchste absolute Hirngewicht, das je von Säugern erreicht worden wäre. Unter den recenten Cetaceen besitzt *Physeter macrocephalus* mit 10 000 g das schwerste absolute Hirngewicht. Da für die Wassersäugetiere ähnliche Gesetzmässigkeiten festgestellt wurden, wie sie auch für Landsäuger gelten, ist anzunehmen, *dass die Wasseradaptation keinen Einfluss auf die Hirn-Körpergewichtsbeziehung ausgeübt hat.*

Die kleineren Odontoceten mit einem mittleren Körpergewicht von 20-120 kg sind die cephalisiertesten Arten. Unter diesen wiederum ist *Tursiops truncatus* die cephalisierteste Odontocetenart und erreicht nahezu die Cerebralisationsstufe des Menschen. Nach den Befunden von PILLERI (1962) würde *Tursiops truncatus* und *Physeter macrocephalus* hinsichtlich des Hypothalamus-Grosshirnlängenindex sogar die Stufe des Menschen übertreffen (siehe auch Tabelle 11). Auf Grund der Lage der interspezifischen Regressionsgeraden sind die kleineren, höchstcephalisierten Odontoceten zwischen *Homo* und den *Simiae* einzureihen. Hinsichtlich des Intelligenzquotienten, der das Verhältnis von Gehirn zu Rückenmark angibt, kamen RIDGWAY et al. (1966) zu einer ähnlichen Rangordnung. Sie stuften einige kleine Delphiniden zwischen Mensch und niederen Primaten ein.

ANATOMIE DES ZENTRALNERVENSYSTEMS

RÜCKENMARK UND SPINALNERVEN

Aus den bisherigen Untersuchungen geht hervor, dass die ventralen Wurzeln der Spinalnerven bei Cetaceen stärker entwickelt sind als die dorsalen (Tafel I). Die Anzahl der Spinalnerven ist bei Denticeten *Phocaena phocaena* (CUNNINGHAM 1877) und *Balaenoptera physalus* (KORNELIUSSEN 1964) gleich und beträgt 44 Nerven: bei *Phocaena* zählt man 8 cervikale, 11 thorakale, 25 lumbosakrale, beim Finnwal 8 cervikale, 12 thorakale und 24 lumbosakrale Nerven. Die Befunde von RAWITZ (1903) sind etwas abweichend. Allerdings darf nicht vergessen werden, dass die Untersuchungen an ganz wenigen Präparaten am herauspräparierten Rückenmark durchgeführt wurden. Eine Trennung in α- und γ-Fasern scheint beim Bartenwal nicht zu bestehen (KORNELIUSSEN 1964). Die Länge des Rückenmarks wurde nur bei den wenigsten Arten gemessen (RIDGWAY, FLANIGAN, MCCORMICK 1966). Bei beiden Subordnungen findet man eine Intumescentia cervicalis, eine tiefe Fissura mediana, stark entwickelte Vorder-

hörner, dürftig entwickelte Hinterhörner und fraglich ausgebildete Seitenhörner. Aus den übrigen spärlichen Angaben der Literatur über die Zellenstruktur der grauen Substanz gehen, wie makroskopisch, keine wesentlichen Unterschiede zwischen Mysticeten und Odontoceten hervor.

Der Sehnerv der Cetaceen enthält allgemein weniger Fasern als beim Menschen:

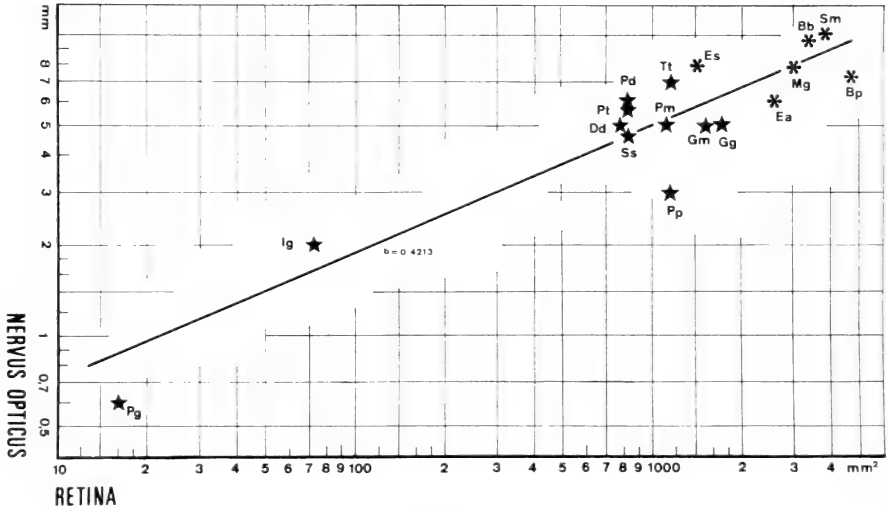


ABB. 3.

Log Durchmesser des Nervus opticus in Abhängigkeit von Log Netzhautfläche bei Denticeten und Mysticeten:

Denticeti: Dd = *Delphinus delphis*, Gg = *Grampus griseus*, Gm = *Globicephala melaena*, Ig = *Inia geoffrensis*, Pd = *Phocoenoides dalli*, Pg = *Platanista gangetica*, Pm = *Physeter macrocephalus*, Pp = *Phocaena phocaena*, Pt = *Phocoenoides truei*, Ss = *Stenella styx*, Tt = *Tursiops truncatus*

Mysticeti: Bb = *Balaenoptera borealis*, Bp = *Balaenoptera physalus*, Ea = *Eubalaena australis*, Es = *Eschrichtius glaucus*, Mg = *Megaptera novaeangliae*, Sm = *Sibbaldus musculus*

HIRNNERVEN UND HIRNNERVENKERNE

Nervus olfactorius: Mehr als bei den übrigen Hirnstrukturen kommt beim Nervus olfactorius die Anpassung an das aquatische Milieu deutlich zum Ausdruck. Bei adulten Denticeten fehlt er (Tafel VI), bei Mysticeten ist der Riechnerv noch vorhanden, jedoch im Vergleich zu Landsäugetieren reduziert und nur während der Ontogenese relativ stark entwickelt. Die Unterschiede zwischen Zahn- und Bartenwalen sind aber nicht so scharf, da bei *Hyperoodon* winzige rudimentäre Reste des Tractus olfactorius, wenn auch nicht konstant, gefunden werden können (KÜKENTHAL und ZIEHEN 1889). Bei Mysticeten sind die Bulbi und Tractus olfactorii deutlich, hingegen die Striae olfactoriae nur angedeutet.

Nervus opticus (Tafel II, VI, VIII): Das Auge der Mysticeten wurde von uns eingehend untersucht, wobei wir die Hypothese aufgeworfen haben, das Auge

stehe für manche Mysticetenarten mehr im Dienste der Druckwahrnehmung als der Sehfunktion (PILLERI und WANDELER 1964). Wenn man an die leicht in den periokularen Blubber eindrückbare Augen von *Physeter macrocephalus* und die Tauchtiefe dieser Denticetenart denkt, in der das Tier nach Tintenfischen jagt, scheint die Sehfunktion auch mancher Denticetenarten nicht von primärer Bedeutung zu sein. Pelagische Denticeten wie *Delphinus* und *Tursiops* haben im Hinblick auf die Sehleistung wahrscheinlich funktionstüchtigere Augen, wie auch die Beobachtungen bei Tieren in Gefangenschaft zeigen. Es fehlen jedoch vergleichende physiologische Untersuchungen. Beim Mysticetenauge *(Balaenoptera physalus)* haben wir im Kammerwinkel einen besonderen Receptor nachgewiesen, der wahrscheinlich im Dienst der Druckwahrnehmung funktioniert und offenbar bei den Denticeten fehlt (PILLERI und WANDELER 1964).

Das Kaliber des 2. Hirnnerven variiert je nach funktioneller Leistung. Bei *Platanista gangetica*, dem im trüben Wasser lebenden Gangesdelphin, ist er fadendünn. Das Tier hat ein rudimentäres Auge ohne Linse (ANDERSON 1878). Bei *Inia geoffrensis*, dem Amazonasdelphin, ist das Auge auch relativ klein und der Sehnerv entsprechend dünn. Bei den übrigen Denticeten und Mysticeten schwankt das Kaliber, wie aus Tab. 3 hervorgeht. Es lässt sich jedoch sowohl für Denticeten als auch für Mysticeten in gleicher Weise eine Abhängigkeit des Sehnervendurchmessers von der Netzhautfläche nachweisen. Im Gegensatz zu den Augen der kleinen Denticeten besitzt das Auge der Mysticeten und das des Pottwals eine sehr dicke Sklera, die insgesamt etwa 40% des horizontalen bzw. vertikalen Bulbusdurchmessers ausmacht. Verringert man jeweils die Messwerte um 40%, so ergibt sich nach der Flächenformel einer Ellipse $\frac{(D \times d \times \pi)}{4}$ ein Messwert, der approximativ der Netzhautfläche entspricht. Da die Sklera der kleinen Denticeten schmäler ist und viel weniger ins Gewicht fällt, können die Werte des horizontalen und vertikalen Bulbusdurchmessers zur Berechnung der Netzhautfläche eingesetzt werden.

Aus der Gegenüberstellung des Durchmessers des Nervus opticus und der approximativen Netzhautfläche ergibt sich für alle untersuchten Cetaceen doppeltlogarithmisch eine Gerade, die unter einem Winkel von 22° 50′ ansteigt. Der Regressionskoeffizient b von 0,4213 ist bei P=5% signifikant (Tabelle 12). Der Durchschnittswert $\bar{x}$ beträgt 1020 mm², $\bar{y}$ beträgt 5,0 mm. Interspezifisch wächst der Opticusdurchmesser negativ allometrisch, d.h. er nimmt nicht in gleichem Ausmass zu wie die Netzhautfläche. Die Denticeten besitzen gegenüber den Mysticeten absolut und relativ dünnere Sehnerven und eine entsprechend kleinere Netzhautfläche. Obwohl das Auge von *Platanista gangetica* stark reduziert ist, bleibt die Relation zwischen Sehnervendicke und Ausdehnung der Netzhaut, wie sie für alle Cetaceen gilt, erhalten (Abb. 3).

TABELLE 3

Kaliber des Nervus opticus

Art	N. opticus Durchmesser mm	N	Bulbus opticus Durchmesser horizontal mm (D)	vertikal mm (d)	N	Bulbus opticus Durchmesser (minus Skleradicke = 40 %/für *Mysticeten + Physeter*) horizontal mm (D)	vertical mm (d)	N	Bulbusfläche $\frac{(D \times d \times \pi)}{4}$ = approxim. Netzhautfläche mm^2
ODONTOCETI:									
Platanista gangetica	0,6	1	4,2	5	1	4,2	5	1	16,48
Inia geoffrensis	2,0	4	10,5	8,8	2	10,5	8,8	2	72,53
Delphinus delphis	5,0	16	34,0	29,5	2	34,0	29,5	2	787,35
Stenella styx	4,6	8	35,0	30,0	2	35,0	30,0	2	824,25
Tursiops truncatus	7,0	2	40,0	37,0	1	40,0	37,0	1	1161,80
Phocoenoides truei	5,6	3	34,6	30,4	5	34,6	30,4	5	825,66
Phocoenoides dalli	6,0	1	35,0	30,0	2	35,0	30,0	2	824,25
Grampus griseus	5,0	1	50,0	44,5	2	50,0	44,5	2	1746,62
Globicephala melaena	5,0	4	45,7	43,7	3	45,7	43,7	3	1567,72
Delphinapterus leucas	5,8*	3	—	—	—	—	—	—	—
Phocaena phocaena	3,0	2	41,0	35.5	2	41,0	35,5	2	1142,56
Physeter macrocephalus	6,0	2	66,3	61,3	2	39,6	36,8	2	1143,96
MYSTICETI									
Balaenoptera physalus	7,4	5	135,0	121,3	4	81,0	72,6	4	4616,27
Balaenoptera borealis	9,5	11	120,0	105,0	2	72,0	63,0	2	3560,76
Megaptera novaeangliae	7,8	5	108,7	98,8	4	64,8	59,3	4	3016,47
Sibbaldus musculus	10,0	1	120,0	110,0	1	72,0	66,0	1	3730,32
Eubalaena australis	6,0	1	100,0	90,0	1	60,0	54,0	1	2543,40
Eschrichtius glaucus	8,0	1	73,8	67,5	4	44,3	40,5	4	1408,40

* *Kleinenberg* et al. (1968)

Der Sehnerv der Cetaceen enthält allgemein weniger Fasern als beim Menschen:

Megaptera novaeangliae	347 000 (JACOBS und JENSEN 1964)
Balaenoptera acutorostrata	326 500 (KORNELIUSSEN 1965)
Physeter macrocephalus	172 000 (JACOBS und JENSEN 1964)
Phocaena phocaena	81 700 (KORNELIUSSEN 1965)

Bei allen Arten finden wir einen beträchtlichen Unterschied zwischen dem Durchmesser des Nervus und dem des Tractus opticus, was auf das Eindringen von retinalen Fasern in den Hypothalamus (Tractus retino-hypothalamus) auf der Ebene der Decussatio nervorum opticorum zurückzuführen ist (PILLERI 1966 b).

Nervus oculomotorius, trochlearis, abducens (Tafel II, VII): Die Augenmuskelnerven sind beim Gangesdelphin total zurückgebildet. Bei *Inia* ist lediglich der oculomotorius vorhanden, während trochlearis und abducens bei sämtlichen von uns untersuchten Präparaten fehlten (PILLERI und GIHR 1968, GRUENBERGER 1969). Das Kaliber der Nerven bei übrigen Arten ist aus der Tabelle 4 ersichtlich.

TABELLE 4

Durchmesser des Nervus oculomotorius, trochlearis *und* abducens

Art	Durchmesser des N. oculomotorius		Durchmesser des N. trochlearis		Durchmesser des N. abducens	
	mm	N	mm	N	mm	N
ODONTOCETI:						
Platanista gangetica	fehlt	1	fehlt	1	fehlt	1
Inia geoffrensis	0,5	4	fehlt	4	fehlt	4
Delphinus delphis	1,5	16	0,6	1	1,1	16
Stenella styx	1,4	8	0,7	1	0,96	8
Tursiops truncatus	2	2	1	2	—	—
Phocoenoides truei	1,4	3	0,7	3	1,2	3
Phocoenoides dalli	1,5	1	0,7	1	1,2	1
Grampus griseus	1,5	1	—	—	1,6	1
Globicephala melaena	1,5	4	0,5	4	1,2	4
Phocaena phocaena	1,1	2	0,5	1	0,9	2
Physeter macrocephalus	2	1	1	1	1,5	1
MYSTICETI:						
Balaenoptera physalus	3,5	4	1,6	6	2	4
Balaenoptera borealis	3,9	11	1,4	11	3	10
Megaptera novaeangliae	2	6	1	6	2,1	6
Sibbaldus musculus	3	1	1,4	1	3	1
Eubalaena australis	2	1	1	1	2,5	1
Eschrichtius glaucus	2	1	1,3	1	1,8	1

Mit wenigen Ausnahmen ist der Nervus oculomotorius der dickste der Augenmuskelnerven. Bei den Odontoceten schwankt sein Kaliber zwischen

0,5—2 mm, bei den Mysticeten zwischen 2—3,9 mm. Ihm folgt der Nervus abducens, der bei den Zahnwalen eine Dicke von 0,9—1,5 mm, bei den Bartenwalen eine solche von 1,8—3 mm aufweist. Der Nervus trochlearis ist wesentlich dünner und erreicht bei den Denticeten einen Durchmesser von nur 0,5—1 mm; bei den Mysticeten schwankt das Kaliber zwischen 1—1,6 mm.

Die *Augenmuskelkerne* sind vorwiegend bei Odontoceten untersucht worden und die Befunde gestatten noch keinen Vergleich zwischen den Vertretern beider Subordnungen.

Nervus trigeminus (Tafel II, VII): Dieser Nerv ist bei allen Cetaceen stark entwickelt, bei den untersuchten Mysticeten ist er stärker als der Nervus acusticus, bei vielen Denticeten dagegen ist der Hörnerv dicker als der Trigeminus. Sein Innervationsgebiet erfasst vor allem den Melon, in welchem u.a. wichtige Organe wie die Luftsäcke enthalten sind, die akustische und bei manchen Arten sehr wahrscheinlich auch hydrostatische Funktionen erfüllen (ANDERSEN).

Das Kaliber des 5. Hirnnerven bei den verschiedenen Arten haben wir in der Tabelle 5 eingetragen.

TABELLE 5

Durchmesser des Nervus trigeminus

Art	N. trigeminus Durchmesser		Anzahl der Fasern*
	mm	N	
ODONTOCETI:			
Platanista gangetica	4	1	
Inia geoffrensis	4,2	4	
Delphinus delphis	4,7	16	
Stenella styx	5,0	8	
Tursiops truncatus	7	2	
Phocoenoides truei	5,3	3	
Phocoenoides dalli	5	1	
Grampus griseus	6	1	
Globicephala melaena	6,3	4	
Delphinapterus leucas	7,7	3	
Phocaena phocaena	4,5	2	
Physeter macrocephalus	12	1	490 000
MYSTICETI:			
Balaenoptera physalus	13,5	4	400 000
Balaenoptera borealis	13	9	
Megaptera novaeangliae	13,3	6	500 000
Sibbaldus musculus	14	1	
Eubalaena australis	13	1	
Eschrichtius glaucus	16	1	

* nach *Jacobs* und *Jensen* (1964)

Der Diameter des Trigeminus schwankt bei den Denticeten zwischen 4—12 mm, er ist am geringsten bei den Flussdelphinen sowie bei *Phocaena* und *Delphinus*, am grössten bei *Physeter macrocephalus*. Die Mysticeten hingegen erreichen einen Durchmesser, der den von *Physeter* noch übersteigt. Er variiert bei den einzelnen Arten zwischen 13—16 mm. Auf einen 13,5 mm dicken Trigeminus entfallen etwa 400 000—500 000 Fasern (JACOBS und JENSEN 1964).

Wie diese Autoren zeigen konnten, ist das Faserspektrum beim Finnwal unimodal, beim Spermwal hingegen bimodal. Ueber die Beschaffenheit und Ausdehnung der Kerngebiete stimmen die Meinungen noch nicht überein. Der motorische Teil soll angeblich bei Mysticeten grösser sein als bei Zahnwalen, doch reichen die Befunde bisher nicht aus, um Vergleiche unter den Arten anzustellen.

Nervus facialis (Tafel II, V, VI): Auch der facialis variiert im Kaliber bei den verschiedenen systematischen Einheiten, wie Tabelle 6 zeigt:

TABELLE 6

Durchmesser des Nervus facialis

Art	N. facialis Durchmesser		Anzahl Fasern*
	mm	N	
ODONTOCETI:			
Platanista gangetica	2	1	
Inia geoffrensis	2,1	4	
Delphinus delphis	2,9	16	
Stenella styx	3,0	8	
Tursiops truncatus	3	2	
Phocoenoides truei	3,2	3	
Phocoenoides dalli	3	1	
Grampus griseus	3	1	
Globicephala melaena	3,1	4	
Delphinapterus leucas	3,9	3	
Phocaena phocaena	3	2	
Physeter macrocephalus	10	1	173 000
MYSTICETI:			
Balaenoptera physalus	6,2	5	64 500
Balaenoptera borealis	4	9	44 500
Megaptera novaeangliae	5	6	55 000
Sibbaldus musculus	5	1	
Eubalaena australis	5	1	
Eschrichtius glaucus	5	1	

* nach *Jacobs* und *Jensen* (1964)

Bei den Denticeten erreicht der Nervus facialis im allgemeinen eine Dicke von 2—3 mm. Eine grosse Ausnahme hierin macht der Pottwal, der mit 10 mm den

dicksten Facialisdurchmesser aller untersuchten Walarten aufweist. Er übertrifft hierin sogar die Mysticeten, bei denen der 7. Hirnnerv durchschnittlich eine Dicke von 4—5 mm erreicht. Nur *Balaenoptera physalus* besitzt einen kräftigeren Nervus facialis von 6,2 mm.

Die Anzahl der Nervenfasern wurde nur bei wenigen Arten festgestellt. Sie beläuft sich bei den untersuchten Bartenwalen auf ca. 45 000—65 000; der Pottwal besitzt mit 173 000 eine dreifach grössere Faserzahl als die Mysticeten.

Die Fasern sind alle unimodal (JACOBS und JENSEN 1964). Der Facialiskern ist sehr ausgedehnt und vielfach geteilt (WILSON 1933). Umfassende perimetrische und cytoarchitektonische Untersuchungen bei beiden Subordnungen fehlen bisher.

Nervus stato-acusticus (Tafel II, V, VI): Wie schon erwähnt, übertrifft der Nervus stato-acusticus bei vielen Arten—wie z.B. *Delphinus delphis* und *Stenella styx*—den Durchmesser des Nervus trigeminus und ist somit der dickste Cranialnerv. Die Tabelle 7 gibt die Messungen an unserem Material an:

TABELLE 7

Durchmesser des Nervus stato-acusticus

Art	N. stato-acusticus Durchmesser		Anzahl Fasern*
	mm	N	
ODONTOCETI:			
Platanista gangetica	5	1	
Inia geoffrensis	6,0	4	
Delphiuns delphis	6.3	16	
Stenella styx	6.0	8	
Tursiops truncatus	8	2	
Phocoenoides truei	4,7	3	
Phocoenoides dalli	6	1	
Grampus griseus	6,0	1	
Globicephala melaena	7,3	4	
Delphinapterus leucas **	8,4	5	
Phocaena phocaena	4	2	
Physeter macrocephalus	11	1	214 500
MYSTICETI:			
Balaenoptera physalus	10,5	2	153 500
Balaenoptera borealis	9,4	9	
Megaptera novaeangliae	7,3	6	179 000
Sibbaldus musculus	12	1	
Eubalaena australis	7	1	
Eschrichtius glaucus	7	1	

* nach *Jacobs* und *Jensen* (1964)
** nach *Kleinenberg et al.* (1969)

Der 8. Hirnnerv der Denticeten schwankt in der Dicke zwischen 4—11 mm. *Phocaena phocaena* und *Phocoenoides truei* besitzen den dünnsten Hörnerven der untersuchten Arten. Der Hörnerv der Flussdelphine hat ein Kaliber, das etwa dem von *Delphinus*, *Stenella* und *Grampus* entspricht. In Relation zur Hirngrösse ist er bei *Inia* und *Platanista* wahrscheinlich noch mächtiger entwickelt als bei den anderen Arten. Der Pottwal weist mit 11 mm den grössten absoluten Diameter des Hörnerven auf. Bei den Mysticeten variiert die Dicke des Nervus acusticus zwischen 7—12 mm, wobei *Eubalaena* und *Eschrichtius* den geringsten, *Sibbaldus musculus* den höchsten absoluten Wert aufweisen.

Man sieht aus der Tabelle, dass der N. acusticus des Pottwals faserreicher ist als ein gleichdicker Hörnerv eines Mysticeten *(Balaenoptera physalus)*. Die Verteilung der Fasern ist unimodal, jedoch haben die meisten Fasern beim Spermwal einen Durchmesser von 5 μ, im Gegensatz zu 9 μ beim Finnwal.

Die Nuclei cochleares sind bei *Delphinus delphis* und *Phocaena phocaena* untersucht worden (Zvorykin 1963, Osen und Jansen 1965). Bei beiden Arten zeigt der dorsale Kern keine Schichtung (Lamination). Bei *Delphinus delphis* ist dieser Kern siebenmal grösser als der des Menschen. Nach Osen und Jansen (1965) erscheint er bei *Phocaena phocaena* gegenüber dem ventralen Cochleariskern rudimentär. Nach Meinung dieser Autoren ist der ventrale Kern sehr ausgedehnt und umfasst fünf cytoarchitektonische Regionen, die den fünf Unterteilungen bei Landsäugern homolog wären.

Bei *Delphinus delphis* weist der Nucleus terminalis ventralis N. cochleae eine ventralere Lage auf als beim Menschen; er liegt ganz nahe der Hirnstammbasis (Zvorykin 1963). Der ventrale Cochleariskern ist bei *Delphinus* zellreicher (654 Ganglienzellen pro Zählfeld, beim Menschen hingegen nur 259).

Das Volumen der Cochleariskerne ist 6—30 × grösser als beim Menschen (Hall 1967): *Phocaena* 60—100 mm³, *Balaenoptera physalus* 205 mm³, *Delphinapterus leucas* 320 mm³, *Homo* 10 mm³. Nach Zvorykin (1963) ist der ventrale Cochleariskern des Delphins 15 × grösser als beim Menschen. Hingegen sind die vestibulären Kerne alle ziemlich schmal und mit denen der Landsäuger homologisierbar (Jansen und Jansen 1969). Diese bescheidene Entwicklung der vestibulären Kerne korreliert mit der allgemein starken Reduktion des Lobulus flocculo-nodularis bei Cetaceen (siehe Cerebellum).

Nervus glossopharyngicus, vagus, accessorius (Tafel I, II): Nach unseren Beobachtungen besteht bei *Tursiops truncatus* der Nervus glossopharyngicus aus 4 Filamenten, die sich zu einer Wurzel vereinigen, der Nervus vagus aus 16—20, der Nervus accessorius aus 3 Filamenten.

Bei den bisher untersuchten Mysticeten besteht der Nervus glossopharyngicus aus zwei Filamenten (Jansen und Jansen 1953, Pilleri 1966 a, b), einem motorischen und einem sensorischen. Der vagus entsteht aus mehreren Filamenten, die die kaudale Fortsetzung der Fila des vorherigen Nerven in der gleichen Linie

bilden. Der accessorius soll bei Mysticeten stärker entwickelt sein, doch divergieren noch die Meinungen darüber (PILLERI 1966 a, b). Nach der Literatur sollen die Kerngebiete der drei Nerven von denen der Landsäugetiere nicht wesentlich abweichen.

Nervus hypoglossus: Der zwölfte Hirnnerv besteht aus 18—20 Filamenten bei *Balaenoptera physalus*, die sich zu 3—4 Wurzeln distal vereinigen, bei *Balaenoptera borealis* aus 4 und bei *Megaptera novaeangliae* aus 5 Wurzeln (PILLERI 1966 a, b). Bei *Phocaena phocaena* bilden die Filamente zwei Wurzeln (JANSEN und JANSEN 1969). Bei *Tursiops truncatus* zählen wir links 10 und rechts 8 Filamente. Im Kern unterscheidet WILSON (1933, *Balaenoptera musculus*) vier Abschnitte, die sich kontinuierlich in das Vorderhorn des Spinalmarkes fortsetzen.

HIRNSTAMM

Medulla oblongata, Pons, Mittelhirn

Die Nuclei gracilis und cuneatus finden sich an typischer Stelle. Der Lemniscus medialis und die Pyramidenbahn sind schmal. Die Olivae inferiores (Tafel II, VI) sind bei allen Arten sehr stark entwickelt (PILLERI 1966 a, b, PILLERI und GIHR 1968), wobei der Kern der medialen Nebenolive eine enorme Ausdehnung aufweist.

Zwischen *Odontoceti* und *Mysticeti* sollen keine nennenswerten Unterschiede bestehen (JANSEN und JANSEN 1969). Länge und Breite der Olivae inferiores sind in Tabelle 8 wiedergegeben.

Die Gesamtbreite der Olivae inferiores variiert bei den untersuchten Denticeten zwischen 7—16,5 mm, die Länge zwischen 9—20,5 mm, wobei *Platanista gangetica* die kleinsten und *Tursiops truncatus* die grössten absoluten Masse aufweist. Bei den Mysticeten erreicht der Quer- und Längsdurchmesser der unteren Olive noch höhere Werte. Die Gesamt-Breite der einzelnen Arten schwankt zwischen 16,8—24 mm, die Länge zwischen 22,6—30 mm. Die höchsten absoluten Werte finden sich bei *Sibbaldus musculus*.

Wird jedoch die Gesamtbreite der Oliva inferior zur Breite der Medulla oblongata in Beziehung gesetzt (Tabelle 8), so erreicht bei den Mysticeten *Megaptera novaeangliae* den höchsten Index; ca. 2/3 der Medullabreite werden von den Olivae inferiores eingenommen. Bei den übrigen Arten der untersuchten Bartenwale macht die Breite der unteren Olive nur etwa 1/3 bis 2/5 der Medullabreite aus. Die Denticeten haben im allgemeinen breitere Olivae inferiores. Nur *Platanista gangetica* zeichnet sich durch eine schmälere Olive aus, deren relative Breite etwa derjenigen der Mysticeten entspricht. Bei den übrigen Arten erreicht die untere Olive eine Breite, die ca. 3/5 bis 4/5 der Medullabreite ausmacht. Der höchste Wert findet sich beim Weisswal, *Delphinapterus leucas*.

Sowohl bei Denti- wie auch Mysticeten besteht in gleicher Weise eine lineare Abhängigkeit zwischen dem Log des Durchmessers des Nervus acusticus und dem Log der Fläche einer Olive (Abb. 4). Es liegt negative Allometrie vor, d.h. der Durchmesser des Nervus acusticus der einzelnen Arten nimmt weniger rasch zu als die Olivenfläche. Der ermittelte Regressionskoeffizient b beträgt 0,2983 (Tab. 12).

TABELLE 8

Länge und Breite der Olivae inferiores

Art	Olivae inferiores			Olivenbreite / Medullabreite	Fläche der Oliva inferior einer Seite: Breite × Länge × π / 4
	Quer-durchmesser (Gesamtbreite)	Längs-durchmesser			
	mm	mm	N		mm²
ODONTOCETI:					
Platanista gangetica	7	9	1		24,7
Inia geoffrensis	11,1	16,0	4	0,38	69,1
Delphinus delphis	11,1	16,0	15	0,59	69,1
Stenella styx	11,9	17,1	8	0,60	79,9
Tursiops truncatus	16,5	20,5	2	0,56	132,8
Phocoenoides truei	15,3	18,3	3	0,78	109,9
Phocoenoides dalli	16	18	1	0,66	113,0
Grampus griseus	16	19	1	0,88	119,3
Globicephala melaena	14,5	19,8	4	0,82	112,7
Delphinapterus leucas *	8	17,6	4	0,86	110,5
Phocaena phocaena	10	—	1	0,83	—
MYSTICETI:					
Balaenoptera physalus	21,8	25,0	4	0,45	213,9
Balaenoptera borealis	16,8	22,6	10	0,36	149,0
Megaptera novaeangliae	20,5	22,8	4	0,69	183,5
Sibbaldus musculus	24	30	1	0,40	282,6
Eubalaena australis	18	27	1	0,33	190,8
Eschrichtius glaucus	20	27	1	0,42	212,0

* nach *Kleinenberg* et al. (1969)

Die obere Olive, Nucleus olivaris superior, wurde bei *Delphinus delphis* eingehend untersucht (ZVORYKIN 1963). Sie liegt nicht wie beim Menschen dorsal, sondern dicht bei der Medianlinie und erreicht eine enorme Grösse (150 × grösser als beim Menschen). 753 Ganglienzellen pro Zählfeld wurden bei *Delphinus* festgestellt gegenüber 57 beim Menschen. Beim Delphin ist das äussere Segment der oberen Olive sehr gut entwickelt, das innere hingegen unverhältnismässig klein; beim Menschen liegen die Verhältnisse gerade umgekehrt.

Das Corpus trapezoideum und sein Kern sind ebenfalls gut entwickelt, etwas schwächer bei Zahn- als bei Bartenwalen (OGAWA und ARIFUKU 1948). Bei *Delphinus* misst der Nucleus des Corpus trapezoideum 87,5 mm³ und ist somit etwa doppelt so gross wie der menschliche Colliculus inferior (ZVORYKIN 1963). Der Kern des Trapezkörpers, der ventrale Cochleariskern, die obere Olive und der ventrale Kern des Lemniscus lateralis umfassen nahezu den gesamten ventralen

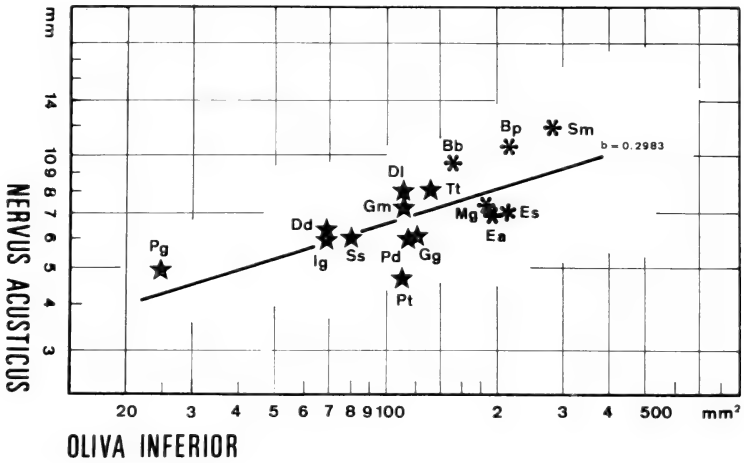


ABB. 4.

Log Durchmesser des Nervus acusticus in Abhängigkeit von Log Fläche der Oliva inferior bei Denticeten und Mysticeten:

Denticeti: Dd = *Delphinus delphis*, Dl = *Delphinapterus leucas*, Gg = *Grampus griseus*, Gm = *Globicephala melaena*, Ig = *Inia geoffrensis*, Pd = *Phocoenoides dalli*, Pg = *Platanista gangetica*, Pt = *Phocoenoides truei*, Ss = *Stenella styx*, Tt = *Tursiops truncatus*

Mysticeti: Bb = *Balaenoptera borealis*, Bp = *Balaenoptera physalus*, Ea = *Eubalaena australis*, Es = *Eschrichtius glaucus*, Mg = *Megaptera novaeangliae*, Sm = *Sibbaldus musculus*

Abschnitt des Hirnstammes. Ein solches Verhältnis ist in der vergleichenden Anatomie nur noch bei Fledermäusen anzutreffen (ZVORYKIN 1963).

Der Lemniscus lateralis ist bei den Cetaceen sehr kräftig. Der Nucleus ventralis lemnisci lateralis wurde bei *Delphinus delphis* untersucht. Während er beim Menschen äusserst reduziert ist (nur 1/200 des Kernvolumens von *Delphinus*), erreicht er beim Delphin eine Grösse, wie sie nur noch bei Fledermäusen anzutreffen ist. Der Kern liegt dorsal-lateral von der oberen Olive. Gegenüber dem Menschen mit 25 Ganglienzellen pro Zählfeld besitzt der Kern beim Delphin 1383 (ZVORYKIN 1963). Der Lemniscus lateralis endet in den sehr grossen Kernen der Colliculi inferiores.

Grosse Unterschiede bestehen in der Ausdehnung der Colliculi optici (vgl. Tab. 10) zwischen Arten mit grossen Augen und mikro- bzw. anophthalmen Arten

(Inia, Platanista). Die Längen- und Breitenmessungen der vorderen und hinteren Vierhügel verschiedener Cetaceen sind den Publikationen von PILLERI (1964, 1966 a, b) zu entnehmen. Mit Hilfe der Flächenformel einer Ellipse $\frac{(D \times d \times \pi)}{4}$ wurde aus den Durchschnittswerten der Länge und Breite die Fläche der Colliculi berechnet, die approximativ das Ausmass dieser Hirnregion angibt. Bei *Megaptera*

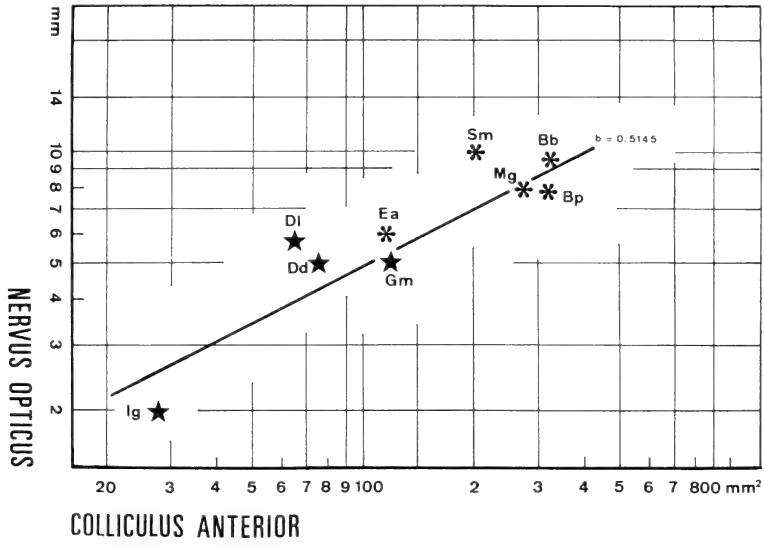


ABB. 5.

Log Durchmesser Nervus opticus in Abhängigkeit von Log Fläche des Colliculus anterior bei Denticeten und Mysticeten:

Denticeti: Dd = *Delphinus delphis*, Dl = *Delphinapterus leucas*, Gm = *Globicephala melaena*, Ig = *Inia geoffrensis*

Mysticeti: Bb = *Balaenoptera borealis*, Bp = *Balaenoptera physalus*, Ea = *Eubalaena australis*, Mg = *Megaptera novaeangliae*, Sm = *Sibbaldus musculus*

novaeangliae und *Balaenoptera borealis* differieren die Längen- und Breitenmasse der rechten und linken Colliculi voneinander. Die Asymmetrien sind sowohl in den vorderen als auch hinteren Vierhügeln zu beobachten. Die höheren Werte finden sich jedoch nicht generell auf einer Seite, sondern unregelmässig einmal rechts, dann links. Beim Vergleich der Flächenwerte fällt auf, dass bei allen untersuchten Denticeten die hinteren Vierhügel wesentlich grösser sind als die vorderen, was insbesondere bei *Inia geoffrensis* infolge Mikrophthalmie der Fall ist. Hier beträgt die Fläche des Colliculus posterior etwa das 7-fache, bei den übrigen Arten lediglich das doppelte bis dreifache der Fläche des vorderen Colliculus (Tab. 10). Die hinteren Vierhügel von *Delphinus delphis* sind 11 × grösser als die des Menschen (Tafel III); cytoarchitektonisch finden sich keine Unter-

schiede, obgleich die Ganglienzellen beim Delphin etwas weniger dicht sind (ZVORYKIN 1963).

Die Colliculi anteriores und posteriores der Mysticeten sind bei zahlreichen Arten nahezu gleich gross (Tab. 10). Eine etwas grössere Abweichung mit Ueberwiegen der Fläche der hinteren Vierhügel ist bei *Eubalaena australis* zu verzeichnen, vor allem jedoch bei *Sibbaldus musculus*. Dies ist die einzige untersuchte Mysti-

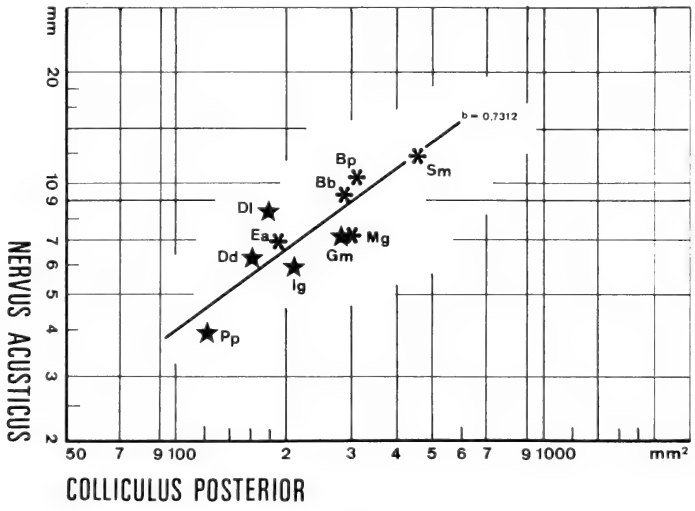


ABB. 6.

Log Durchmesser des Nervus acusticus in Abhängigkeit von Log Fläche des Colliculus posterior bei Denticeten und Mysticeten:

Denticeti: Dd = *Delphinus delphis*, Dl = *Delphinapterus leucas*, Gm = *Globicephala melaena*, Ig = *Inia geoffrensis*, Pp = *Phocaena phocaena*

Mysticeti: Bb = *Balaenoptera borealis*, Bp = *Balaenoptera physalus*, Ea = *Eubalaena australis*, Mg = *Megaptera novaeangliae*, Sm = *Sibbaldus musculus*

cetenart, bei der die Colliculi posteriores doppelt so gross sind wie die anteriores, also ein ähnliches Verhältnis aufweisen wie bei manchen Denticeten.

Für alle untersuchten Cetaceenarten besteht zwischen dem Log des Durchmessers des Nervus opticus und der Fläche der vorderen Vierhügel die gleiche lineare Beziehung (Abb. 5). Es ergibt sich eine negative Allometrie. Der signifikante Regressionskoeffizient b beträgt 0,5145. Weitere Daten der Regressionsgeraden sind aus Tab. 12 ersichtlich. Zwischen dem Log des Durchmessers des Nervus acusticus und dem Log der Fläche der hinteren Vierhügel konnte ebenfalls für alle untersuchten Odonto- und Mysticetenarten eine gemeinsame lineare Abhängigkeit nachgewiesen werden (Abb. 6). Die ermittelten Daten der Regressionsgeraden sind in Tab. 12 aufgeführt. Der Regressionskoeffizient b ist höher als beim Nervus opticus und beläuft sich auf 0,7312. Bei Zunahme der Fläche der

TABELLE 10

Durchschnittliche Breite und Länge der Colliculi anteriores *und* posteriores

Art	Colliculus anterior			Fläche mm^2	Colliculus posterior			Fläche mm^2	Fläche d. Collic. post. / Fläche d. Collic. ant.
	Länge mm (D)	Breite mm (d)	N	$\frac{(D \times d \times \pi)}{4}$	Länge mm (D)	Breite mm (d)	N	$\frac{(D \times d \times \pi)}{4}$	
ODONTOCETI:									
Inia geoffrensis	5	7	3	27,5	17,5	15,3	3	210,2	7,6
Delphinus delphis	9,6	10,0	3	75,4	14,6	14,3	3	160,5	2,1
Globicephala melaena	12,3	12,3	3	118,8	18,0	20,0	3	282,6	2,4
Delphinapterus leucas [1]	7,5	11	3	64,8	17,2	13	3	175,5	2,7
Phocaena phocaena	—	—	—	—	13,0	12,0	1	122,5	—
MYSTICETI*:									
*Balaenoptera physalus***	18	22,5	2	317,9	20,0	20,0	2	314,0	0,98
Balaenoptera borealis	24,0	17,2	12	324,0	18,2	20,0	16 (Lg) 20 (Br)	285,7	0,88
Megaptera novaeangliae	21,2	16,3	8	271,3	19,6	19,6	8	301,6	1,1
*Balaenoptera acutorostrata***	18	18	1	254,3	15,0	20,0	1	235,5	0,93
*Sibbaldus musculus***	20	13	1	204,1	25	23	1	451,4	2,2
Eubalaena australis	11	13,5	1	116,6	17	14,5	1	193,5	1,7

[1] nach Kleinenberg et al. 1969
* linke + rechte Seite zusammengenommen
** nur eine Seite gemessen

TABELLE 12

Regressionsgerade	Arithmetisches Mittel $\bar{x}$	Log $\bar{x}$	Arithmetisches Mittel $\bar{y}$	Log $\bar{y}$	Regressionskoeffizient b	Nullpunktsordinate	Streuung der Einzelwerte um die Regressionsgerade s_y	Streuung des Regressionskoeffizienten s_b	Signifikanztest bei P = 5% $t_b = b : s_b$	N
Log ⌀ N. opticus in Abhängigkeit von Log Netzhautfläche	1 020 mm²	3,0085	5001 µ = 5.0 mm	3,6991	0,4213	2,4316	0,1371	0,0554	7,6035 signifikant	17
Log ⌀ N. opticus in Abhängigkeit von Log Fläche d. Colliculus ant.	130,0 mm²	2,1139	5,96 mm	0,7755	0,5145	−0,3121	0,1009	0,0984	5,2239 signifikant	9
Log ⌀ N. acusticus in Abhängigkeit von Log Fläche d. Colliculus post.	220,6 mm²	2,3437	7,31 mm	0,8640	0,7126	−0,8061	0,0663	0,1334	4,2509 signifikant	8
Log ⌀ N. acusticus in Abhängigkeit von Log Fläche d. Oliva inferior	118,6 mm²	2,0742	7,06 mm	0,8488	0,2983	0,2300	0,0805	0,0820	3,6361 signifikant	16

vorderen bzw. hinteren Vierhügel um eine Einheit nimmt der Durchmesser des Nervus acusticus rascher zu als der des Nervus opticus.

Nuclei pontis und Formatio reticularis sind bei keiner Art untersucht worden. Ueber die Homologie des Nucleus ruber gehen die Meinungen noch auseinander. Die Substantia nigra soll schwach entwickelt sein.

Der Nucleus ellipticus, der laterale Kern des zentralen Höhlengraus, ist sehr stark entwickelt. Die Homologie dieses Kernes sowie des Nucleus interstitialis Cajal's mit den Kernen von Landsäugetieren ist noch nicht restlos unterbaut. MUSKENS (1934) sieht eine Beziehung zwischen der Entwicklung des medialen Kernes (der Oliva superior) und der Ausdehnung des Nucleus ellipticus. Er vergleicht die Verhältnisse bei zwei Arten, einer *Balaenoptera* und *Elephas*. Während die mediale Olive bei den Walen stark entwickelt zu sein scheint, ist diese beim Elephanten reduziert und der laterale Kern ist stark ausgebildet. Entsprechend verhält sich der Nucleus ellipticus: beim Wal ist der laterale Kern, beim Elephanten der mediale Kern des zentralen Höhlengraus stark entwickelt. MUSKENS sieht in diesen Verhältnissen den Ausdruck der Lokomotionsart in einer vertikalen Ebene mit nach vorn-unten gerichteter Körperstellung. Diese Annahme ist aber physiologisch noch nicht untermauert.

CEREBELLUM

Das Kleinhirn ist bei den meisten Cetaceenarten mächtig entwickelt und im allgemeinen stärker ausgebildet als bei Landtieren. Bei Denticeten wird das Kleinhirn besser vom Grosshirn überlagert (Tafel VII), bei Mysticeten hingegen ist es—von dorsal betrachtet—grösstenteils unbedeckt (Tafel VIII). Der Lobus anterior ist schmal, der paramedianus breit. Der Paraflocculus ist enorm entwickelt, der Lobulus flocculo-nodularis weist hingegen eine extreme Reduzierung und deutliche Unterschiede bei den verschiedenen Arten auf. Diese Unterschiede gelten jedoch nur für kleine systematische Einheiten innerhalb beider Subordnungen.

Nach der Untersuchung über Ontogenese, Morphologie des Kleinhirns von *Balaenoptera physalus* und die Homologisierung der Teile (JANSEN und JANSEN 1953) sind in unserem Institut makroskopische Analysen des Cerebellum von *Balaenoptera borealis*, *Eubalaena australis*, *Megaptera novaeangliae*, *Balaenoptera musculus*, *Delphinapterus leucas* und *Inia geoffrensis* durchgeführt worden.

Die Einteilung in Lobuli ist bei Zahn- und Bartenwalen in den Grundzügen gleich. Die Kleinhirnrinde ist bei Zahnwalen allgemein weniger dick als bei Bartenwalen. Deutliche Unterschiede sieht man in der Disposition der Läppchen auf einem Mediansagittalschnitt durch den Vermis cerebelli. Bei Zahnwalen sind fast alle Einheiten einzeln durch tiefe Furchen getrennt, die vom zentralen Mark-

gebiet zur Oberfläche radiär ausstrahlen. Bei den Mysticeten erfolgt eine erste radiäre Teilung in einige Hauptäste, die sich erst distal dichotomisch verzweigen. Diese verschiedene Disposition scheint für die bisher untersuchten Arten gruppencharakteristisch zu sein.

Das relative Gewicht des Kleinhirns ist aus Tabelle 9 ersichtlich. Die Flussdelphine, *Platanista gangetica* und *Inia geoffrensis*, zeichnen sich gegenüber den

TABELLE 9

Absolutes und relatives Gewicht des Cerebellum

Art	Absolutes Kleinhirngewicht		Relatives Kleinhirngewicht in Prozent des Totalhirngewichtes
	g	N	%
ODONTOCETI:			
Platanista gangetica	10	1	6,7
Inia geoffrensis	65	2	11,8
Delphinus delphis	130	1	18,6
Globicephala melaena	443 *	3	18,3 *
Delphinapterus leucas	340	1	15
	*Kleinhirn + Medulla oblongata + Pons		
MYSTICETI:			
Balaenoptera physalus	1575	2	25,7
Balaenoptera borealis	867	11	19,4
Megaptera novaeangliae	850	1	19,4
Balaenoptera acutorostrata	590	1	18,3
Balaenoptera brydei	950	1	22,9
Eubalaena australis	600	1	21,8
Homo sapiens	148	2	10,1

anderen Denticeten durch ein geringeres relatives Kleinhirngewicht aus, das nur 6,7 bzw. 11,8% des Totalhirngewichtes ausmacht. Bei den übrigen untersuchten Denticetenarten beträgt das relative Gewicht des Kleinhirns ca. 15—19% des Totalhirngewichtes. Nahezu alle untersuchten Mysticetenarten besitzen ein höheres relatives Kleinhirngewicht als die Zahnwale, das zwischen 18,3—25,7% variiert. Das menschliche Kleinhirn beträgt—im Vergleich hierzu—lediglich 1/10 des Totalhirngewichtes.

Zwischenhirn

Der Epithalamus umfasst bei *Tursiops truncatus* 2,8% des totalen Thalamus (Kruger 1959). Die Habenulae sind, trotz Fehlen des Bulbus und Tractus olfactorius, deutlich ausgeprägt. Eine Epiphysis cerebri kommt nur bei manchen Arten vor. Nach unseren Untersuchungen ist die Epiphyse beim Seiwal (Abb. 13) nur rudimentär (Pilleri 1966 a, b, 1968), sie fehlt an unserem Material von *Megaptera novaeangliae*, während Gersh (1938) eine Epiphyse bei dieser Art mit ähnlicher Organisation wie bei Landsäugern findet. Die Drüse fehlt auch bei *Tursiops truncatus* (Tafel III), *Stenella styx* und *Delphinus delphis*. Bei *Balaenoptera musculus* fehlt sie beim adulten Tier (Pilleri 1963-1965), während sie beim Embryo vorhanden wäre (Hammelbo 1967).

Der *Thalamus* ist bei allen Arten sehr ausgedehnt (Tafel III, IV). Beide Thalami bilden bei *Delphinus delphis*, *Stenella styx* und *Tursiops truncatus* eine Massa intermedia. Diese ist auch bei *Sibbaldus musculus* und *Balaenoptera physalus* vorhanden, fehlt hingegen bei *Balaenoptera borealis* und *Eubalaena australis* vollständig (Pilleri 1964, 1966 a, b).

Die Beschreibung der Kerne bezieht sich nur auf die Art *Tursiops truncatus* (Kruger 1959), sodass etwaige Unterschiede in den einzelnen Formationen zwischen *Mysticeti* und *Odontoceti* noch unbekannt sind.

Nach den Untersuchungen von Kraus und Gihr (1967, 1968) am Thalamus von *Balaenoptera physalus*, *Delphinapterus leucas*, *Pseudorca crassidens* und *Delphinus delphis* beträgt der relative Volumenanteil des Gesamtthalamus im Durchschnitt 2,8% des Gesamtgehirnes und ist dem der Makaken vergleichbar. In der aufsteigenden Reihe der Denticeten *(Delphinapterus leucas — Delphinus delphis)* konnte eine Verminderung des prozentualen Thalamusanteils am Gesamtgehirn festgestellt werden. Es müssen sich demnach andere Hirnteile relativ stärker entwickelt haben.

Der relative Volumenanteil des Nucleus anterior thalami am Gesamtthalamus beträgt bei *Pseudorca crassidens* 0,16%, bei *Delphinus delphis* 0,20%, bei *Delphinapterus leucas* 0,49% und steigt bei *Balaenoptera physalus* an auf 0,66%. Es ergibt sich im Durchschnitt ein relativer Volumenanteil des vorderen Thalamuskernes von 0,35%, ein Wert, der beträchtlich unter dem geringsten relativen Volumenwert der Primaten liegt. Dasselbe gilt im wesentlichen für den Hauptkern des vorderen Thalamuskernes, der sich aus dem Nucleus anterior principalis und medialis zusammensetzt und die Hauptmasse des vorderen Thalamuskernes ausmacht. Der Nucleus antero-dorsalis hingegen ist bei den Cetacea nur noch gering ausgebildet. Sein relativer Volumenanteil am Gesamtthalamus variiert bei den Odontoceten zwischen 0,014 und 0,02%, bei den Mysticeten *(Balaenoptera physalus)* beträgt er nur noch 0,0004%.

Das Corpus geniculatum mediale (Abb. 14) umfasst bei *Tursiops truncatus* 800 mm³, das Corpus geniculatum laterale 550 mm³ (KRUGER 1959). Bei *Delphinus delphis* nimmt der mediale Kniehöcker nahezu die ganze caudoventrale Region des Thalamus ein. Er besitzt insgesamt mehr Zellen als das Geniculatum mediale des Menschen, 11'454 Neurone bei *Delphinus* gegenüber 2'838 beim Menschen (ZVORYKIN 1963).

Hypothalamus und Neurosekretion

Der Hypothalamus ist bei allen Arten relativ viel schmäler als bei Landsäugetieren (Tafel III) und erreicht ein Maximum an Reduktion bei *Physeter macrocephalus* (Tab. 11).

TABELLE 11

Hypothalamusquotienten von Odontoceten *und* Mysticeten

Art	Hypothalamusquotient (=Hypothalamuslänge:Grosshirnlänge)	N
ODONTOCETI:		
Inia geoffrensis	0,065	1
Delphinus delphis	0,059	16
Stenella styx	0,061	8
Tursiops truncatus	0,046	2
Phocoenoides truei	0,046	3
Phocoenoides dalli	0,057	1
Grampus griseus	0,063	1
Globicephala melaena	0,076	4
Delphinapterus leucas	0,071	2
Phocaena phocaena	0,093	1
Physeter macrocephalus	0,03 — 0,04	1
MYSTICETI:		
Balaenoptera physalus	0,065	4
Balaenoptera borealis	0,07	4
Megaptera novaeangliae	0,109	6
Sibbaldus musculus	0,085	1
Eubalaena australis	0,103	1
Eschrichtius glaucus	0,095	1
Homo sapiens	0,080	10

Der Hypothalamusquotient drückt das Verhältnis aus zwischen Hypothalamuslänge und Grosshirnlänge. Je grösser dieser Quotient, desto grösser ist die Länge des Hypothalamus im Vergleich zum Grosshirn, je kleiner er ist, desto

grösser ist der Anteil des Telencephalon. Bei den Denticeten wird ein Hypothalamusquotient von 0,03—0,09 erreicht. Wie schon erwähnt, besitzt *Physeter macrocephalus* den geringsten Quotienten aller untersuchten Arten. Die Werte von *Tursiops truncatus* und *Phocoenoides truei* liegen in der Nähe von *Physeter*.

Phocaena phocaena (nur 1 Messung) erreicht mit 0,093 den höchsten Quotienten. Die Werte sämlicher Denticeten—ausgenommen *Phocaena*—sind niedriger als der Hypothalamusquotient des Menschen. Bei den Mysticeten schwanken die Werte zwischen 0,065—0,109, wobei der geringste Quotient bei *Balaenoptera physalus*, der höchste bei *Megaptera novaeangliae* zu finden ist.

Vorne ist der Hypothalamus durch eine sehr dünne Lamina terminalis abgegrenzt. Dorsal reicht er bis zur Massa intermedia, ventral geht er in die Hypophyse über. Der Recessus supraopticus ist seicht, der Recessus hypophyseos tief. Das Corpus mamillare ist sehr schmal bei allen Arten, mikroskopisch sind aber seine Kerne deutlich.

Hypophyse

Die Trennung zwischen Neuro- und Adenohypophyse ist ein charakteristisches Merkmal der Cetaceen. Kennzeichnend für die Cetaceen ist auch das Fehlen einer knöchernen Sella turcica. Die Drüse liegt in einer duralen Nische, die von Rete mirabile umgeben ist. Form und Grösse der beiden Drüsenteile sind je nach Art verschieden, jedoch im Prinzip bei Zahn- und Bartenwalen sehr ähnlich beschaffen. Bei manchen Arten liegen beide Teile, Adeno- und Neurohypophyse, intradural, bei anderen ist nur die Adenohypophyse in der Dura enthalten, während der nervöse Anteil der Drüse ausserhalb der Duranische zu liegen kommt. Auch für diese Verhältnisse lassen sich aber keine gruppencharakteristischen Gesetzmässigkeiten aufstellen.

Bei *Balaenoptera borealis* und *Delphinapterus leucas* ist in den grosszelligen hypothalamischen Kernen und im Hinterlappen der Hypophyse Neurosekretion nachweisbar in Form von Gomoripositiven Schollen und perlschnurartiger Anordnung des Neurosekrets entlang des Tractus supraoptico-hypophyseos. Der Hypophysenvorderlappen verhält sich Gomori-negativ (Pilleri 1963). Andere Arten sind in Bezug auf die Neurosekretion noch nicht untersucht.

Telencephalon

Das Endhirn der Cetaceen (Tafel V, VI, VII, VIII) hat eine charakteristische Gestalt mit Ueberwiegen des transversalen Durchmessers. Nur beim Right Whale *(Eubalaena australis)* ist das Grosshirn eher länglich gebaut, alle übrigen Arten sind durch eine mehr oder weniger ausgesprochene Brachyencephalie charakterisiert.

Der Neocortex ist bei allen Cetaceen gut entwickelt und furchenreich. Die Hippocampusformation ist bei Zahn- und Bartenwalen relativ klein, der Fornix hingegen normal dick, was vermutlich auf den Verlauf extraammonaler Projektionen vom Schläfenlappen auf dem Wege des Fornix zurückzuführen ist (Abb. 13). Die temporo-medialen Strukturen bilden makroskopisch ein relativ kleines dreieckiges Ganzes und sind basal-lateral von der Fortsetzung der Fissura retrosplenialis vom übrigen Temporalcortex (Isocortex) abgegrenzt. Medial von der retrosplenialen Furche verläuft ein deutlicher Sulcus hippocampi, als caudale Grenze des Nucleus amygdalae und des Ammonshorns. Gyrus lunaris und ambiens sind nur angedeutet. Diese Verhältnisse gelten mit geringen Abweichungen sowohl für Mysticeten als auch Odontoceten. Der Nucleus amygdalae ist im Gegensatz zum Archicortex bei Mysticeten besser entwickelt und beträgt bei *Balaenoptera borealis* 0,23‰, *Megaptera novaeangliae* 0,19‰ (*Homo sapiens* 0,22‰) des Totalhirngewichtes (PILLERI 1966 a, b).

Medial von der schwach ausgeprägten Fissura rhinalis anterior findet sich ein ausgedehntes Tuberculum olfactorium, das auch bei den ganz anosmatischen Zahnwalen gut entwickelt ist. Zwischen der Stria olfactoria lateralis und dem Tuberculum verläuft eine meistens deutliche Furche, die dem Sulcus endorhinalis (BECCARI 1943) der Landsäugetiere entspricht.

Caudal vom Tuberculum olfactorium verläuft ein schwach ausgeprägter Sulcus diagonalis, wodurch das Tuberculum olfactorium vom Spatium parolfactorium basale abgegrenzt werden kann.

Die Insula Reili (Tafel IV) ist sehr ausgedehnt bei allen untersuchten Arten und dürfte nur bei *Platanista gangetica* eine bescheidene Entwicklung aufweisen. Wir haben bei *Balaenoptera borealis* 17, *Megaptera novaeangliae* 16—18 und bei *Sibbaldus musculus* 10 Inselwindungen gezählt. Die Opercularisation der Insel ist von der Gesamtentwicklung des Grosshirns weitgehend abhängig, wie das bei Bartenwalen deutlich zum Ausdruck kommt. Die zunehmende Ausbildung des Temporallappens bedingt eine entsprechend vollständigere Ueberdeckung der Insel.

Das Furchenmuster des übrigen Neopalliums bietet keine wesentlichen Unterschiede zwischen Mysticeten und Odontoceten (PILLERI 1964, 1966 a, b, GRUENBERGER 1969). Die Homologie der Furchen mit anderen Säugetieren bleibt noch ein offenes Problem, solange die Struktur der Cortexfelder noch nicht erforscht ist. Das Furchenmuster als solches erinnert, grob verglichen, an das der Carnivoren mit exzentrischer Disposition der Fissuren um die Fissura Sylvii. Am einfachsten ist es bei *Platanista gangetica* ausgebildet (ANDERSON 1878, PILLERI 1966).

Cortex: Die Feinstruktur der Grosshirnrinde wurde bei wenigen Arten und bisher nur stichprobenartig untersucht. Bei *Balaenoptera borealis*, *Globicephala melaena*, *Tursiops truncatus*, *Delphinus delphis* und *Platanista gangetica* kommt

bei Anwendung von verschiedenen Methoden eine deutliche tektonische Schichtung (Laminae) zum Vorschein. Die Schichten I, II und V sind am deutlichsten. Wie bei höheren Primaten ist auch bei den Cetaceen die II. Schicht am schmälsten und die VI. am breitesten. Die I. Schicht ist bei allen Cetaceen auffallend breit.

Bei *Balaenoptera borealis* ist weder die II. noch die IV. Schicht ausgesprochen granulär, da die pyramidale Form bei den Nervenzellen dominiert (Verpyramidisierung der Laminae). Die Vielfalt der neuronalen Kategorien in Golgipräparaten spricht für eine höhere Differenzierung des Wal-Cortex innerhalb der *Eutheria* (KRAUS und PILLERI 1969 b). Das Vorliegen von cortikalen Territorien ist gesichert, die Abgrenzung und die Homologie dieser Areae mit solchen bei Landsäugetieren sind jedoch noch nicht untersucht. *Globicephala melaena* hat eine Gesamtnervenzelldichte von 29 693 160 936 (pro mm^3 65 444) Neuronen und *Balaenoptera physalus* von 15 146 426 708 (pro mm^3 13 112) Neuronen. Die geringere Nervenzellzahl von *Balaenoptera physalus* wird gegenüber *Globicephala melaena* durch grössere Nervenzellen kompensiert. Die Gliavolumenprozente betragen bei *Globicephala melaena* 1,78% und bei *Balaenoptera physalus* 1,03% (KRAUS und PILLERI 1969 a). ZVORYKIN (1963) untersuchte die Cytoarchitektonik des Temporallappens, insbesondere der Hörrinde, bei *Delphinus delphis* und verglich sie mit dem menschlichen temporalen Cortex. Cytoarchitektonisch ist die Hörrinde des Delphins der des Menschen nicht überlegen. Die letztere ist im Gegenteil deutlich grösser. Der temporale Cortex des Delphins zeigt jedoch eine grosse Komplexität und ist in 7 Schichten unterteilbar. Die III. Schicht gliedert ZVORYKIN (1963) noch in drei Unterschichten. Nach den Ausführungen dieses Autors besitzt aber der temporale Cortex des Delphins gegenüber anderen Hirnregionen keine progressiveren Merkmale. Eine Unterscheidung dieser Hirnregion von anderen Hirngebieten oder von der Temporalrinde des Menschen auf Grund spezifischer Strukturen wäre nicht möglich. Es besteht auch keine Homologie in den temporalen Sulci und Gyri des Gehirnes zwischen *Delphinus* und *Homo*.

DISKUSSION UND ZUSAMMENFASSUNG

Wir haben in den Grundzügen gesehen, wie manche Hirnstrukturen durch die besonderen physiologischen Anpassungen in einer für die Wale charakteristischen Weise modifiziert sind. Was vor allem auffällt, ist die starke Entwicklung des Telencephalon. Dabei ist der Cortex wie bei Landsäugetieren auch in 6 Schichten gegliedert. Diese starke Telencephalisation kann—im Gegensatz zu manchen anderen Umbildungen—nicht als Ausdruck der Wasseradaptation betrachtet werden.

Im Gegensatz zum Neocortex ist die Ausdehnung des Palaeocortex, Archicortex mit Ammonshorn und Fascia dentata—verglichen mit der der Landsäugetiere einschliesslich Primaten—sehr gering. Diese generelle Reduktion von

Strukturen, die man heutzutage nicht mehr dem „Rhinencephalon", sondern dem limbischen System zuordnet, zu welchem auch der Nucleus anterior thalami gehört, ist sehr auffallend und als ein besonderer evolutiver Prozess zu betrachten, der einzig bei den Cetaceen stattgefunden hat. Diese starke Reduktion der limbischen Strukturen ist womöglich für die ausgesprochen „edonistische" Natur der Delphine verantwortlich (PILLERI 1967). Die enorme Ausdehnung des Neocortex bei manchen Cetaceenarten erklärt das stark entwickelte Lernvermögen und die Intelligenz dieser Tiere (PILLERI 1962, HEDIGER 1963).

Es ist für manche Walarten bewiesen, dass sie sich zur Orientierung des Echolotprinzipes mittels Ultraschallwellen (Sonar) bedienen. Von den Funktionen dieser Tiergruppe stehen Vokalisation und Sonar mit entsprechender Entfaltung des gesamten peripheren und zentralen akustischen Apparates ganz im Vordergrund (FRASER and PURVES 1954, KELLOGG and KOHLER 1952, ZVORYKIN 1963).

Am Gehirn sind der Nervus acusticus und die Colliculi posteriores, das Corpus trapezoideum, das Corpus geniculatum mediale und, als zentrale Repräsentation der Hörleitung, der Schläfenlappen alle auffallend stark entwickelt.

KELLOGG and KOHLER (1952) bringen die Fähigkeit der Perception ultrasonaler Wellen mit der enormen Entwicklung des Temporallappens in Zusammenhang. Nach den Untersuchungen von ZVORYKIN (1963) am Delphingehirn lässt es sich jedoch heute noch nicht entscheiden, ob diese Fähigkeit auf eine stärkere Entwicklung des Temporallappens zurückzuführen ist.

Die Fledermaus, die sich wie die Wale mit Echolotung orientiert, hat hingegen ein lissencephales Gehirn und die Differenzierung des Temporallappens ist eine der niedrigsten unter den Säugetieren (ROSE 1912). Nach ZVORYKIN (1963) ist demnach das Maximum ultrasonaler Kapazität nicht mit der höchstdifferenzierten, sondern—im Gegenteil—mit der einfachsten cortikalen Struktur korreliert. Hier wäre allerdings einzuwenden, dass die Bestimmung des „Differenzierungsgrades" eines cortikalen Territoriums an Hand einer einzigen Färbemethode wie die *Nissl*'sche, die den Synapsenapparat und andere Strukturen des Neurons nicht zur Darstellung bringt, uns ungenügend erscheint. Nach ZVORYKIN wäre also nicht der Cortex die Struktur, die die ultrasonale Kapazität bestimmt, sondern andere Substrate, die in tieferen Schichten des Nervensystems zu suchen sind. So sind z.B. das äussere Segment der oberen Olive und der ventrale Kern des lateralen Lemniscus beim Delphin sehr stark entwickelt, beim Menschen hingegen so gründlich reduziert, dass die Fähigkeit, Ultraschallwellen zu perzepieren, verloren ging.

Unsere Befunde bei *Platanista gangetica* kommen der Auffassung von ZVORYKIN sehr nahe. Der Cortex von Platanista ist noch wenig differenziert (relativ einfaches Furchenmuster). Das subcortikale akustische System hingegen, vor allem die Colliculi posteriores, haben im Vergleich eine enorme Entwicklung erfahren.

ZVORYKIN (1963) vermutet, dass primär allen Mammalia die Fähigkeit eigen war, sehr hohe Töne aufzunehmen und dass es sekundär nur bei einigen Gruppen, insbesondere den Primaten, zu einer Reduktion gekommen ist.

Die schon makroskopisch beobachtbaren quantitativen Unterschiede der einzelnen Abschnitte des akustischen Systems bei den verschiedenen Walarten hängen wahrscheinlich mit den bioakustisch festgestellten Frequenzunterschieden im Sonagram zusammen. Die künftige Forschung wird danach trachten, diese Beziehungen aufzuzeigen.

Welche Funktion der besonders stark entwickelte Nucleus ellipticus und die untere Olive haben, ist noch unbekannt. Das Kleinhirn bietet weitere Probleme. Ueber eine Hälfte der pontocerebellaren Fasern enden in den mächtigen Paraflocculus. Von der Tatsache ausgehend, dass im Pedunculus cerebri der Wale die temporooccipitalen Projektionen überwiegen, wird die Grössenrelation zwischen dem Schläfenlappen und der Nebenflocke sehr augenfällig. Stichhaltige Beweise stehen aber noch aus.

Man könnte vermuten, dass die besondere Entwicklung des Kleinhirns bei den Walen auch in Zusammenhang steht mit dem besonderen Hörvermögen. Der Begriff einer „Hörregion" im Cerebellum ist nicht neu. SNIDER und STOWELL (1944) haben an Landsäugetieren bei akustischer Stimulation Reizantworten im Bereich des Lobulus simplex und des Tuber vermis registriert, in einem Gebiet, das sich mit einer visuellen Area überdeckt. Bei Destruktion des Colliculus inferior bleiben diese Gebiete reizphysiologisch stumm.

SNIDER und ELDRED (1948) berichten, dass Stimulation des Schläfenlappens Reizantwort in der „Hörregion" des Kleinhirns hervorruft und umgekehrt.

Es bleibt noch die in der Einleitung aufgeworfene Frage zu beantworten, ob die Hirnform als solche uns Anhaltspunkte für eine pluriphyletische Abstammung der Cetaceen liefert. Der Einfachheit halber haben wir in der letzten Tabelle (13) die wesentlichen anatomischen Unterschiede zwischen *Archaeoceti*, *Odontoceti* und *Mysticeti* gegenübergestellt. Es handelt sich um eine provisorische Uebersicht, da Merkmale, die heute als gruppenspezifisch angesehen werden, sich bei der Untersuchung mehrerer Arten später vielleicht als uncharakteristisch erweisen könnten. Viel zu erwarten wäre u.E. aus dem Studium der vergleichenden Ontogenese des Gehirnes von Zahn- und Bartenwalen. Bei der Untersuchung der Augenentwicklung haben wir beobachtet, wie Strukturen, die in frühen embryonalen Stadien ausgeprägt sind, sich im Laufe der Entwicklung, den phyletischen Konvergenzgesetzen entsprechend, allmählich zurückbilden und somit als morphologische Unterscheidungsmerkmale „verloren" gehen können. Weitere Anhaltspunkte könnten aus dem Studium des Gehirnes (Endocranialausgüsse) weiterer fossiler Species gewonnen werden, um daraus den evolutiven Trend der einzelnen Strukturen in den Stammeslinien zu verfolgen.

DISCUSSION AND SUMMARY

We have seen in broad outline the way in which many brain structures have been modified in a manner which is characteristic for whales by means of special physiological adaptations. The most striking thing of all is the marked development of the telencephalon. As in the case of land mammals, the cortex is divided into six layers. Unlike many other modifications, this pronounced telencephalisation cannot be considered a result of adaptation to life in the water.

In contrast to the neocortex, the size of the paleocortex, archicortex with Ammons horn and fascia dentata, is very small in comparison with land mammals, including the primates. This general reduction in the size of structures, which today is no longer attributed to the rhinencephalon but rather to the limbic system, which also includes the nucleus anterior thalami, is very striking and can be looked upon as a special evolutionary process which only occurred in the case of the Cetacea. The marked reduction in the limbic structures is possibly responsible for the decidedly hedonistic nature of the dolphins (PILLERI 1967). The huge expansion of the neocortex in many species of Cetacea explains the highly developed learning capacity and intelligence of these animals (PILLERI 1962, HEDIGER 1963).

In the case of many species of whales it has been shown that they make use of the echo-sounding (sonar) principle for purposes of orientation by means of ultra-sonic waves. Of the functions of this group of animals, vocalisation and sonar are extremely important, with corresponding development of the whole peripheral and central acoustic system (FRASER and PURVES 1954, KELLOGG and KOHLER 1952, ZVORYKIN 1963).

The brain shows markedly high development of the nervus acusticus, the colliculi posteriores, the corpus trapezoideum, the corpus geniculatum mediale and, as central representative of the auditory tract, of the temporal lobe.

KELLOGG and KOHLER (1952) see a connection between the capacity to perceive ultrasonic waves and the huge development of the temporal lobe. But according to the observations of ZVORYKIN (1963) on the dolphin brain *(Delphinus delphis)*, it is still not certain whether this capacity is really the result of the highly developed temporal lobe.

On the other hand, the bat, which like the whale orientates itself by means of echo sounding, has a lissencephalic brain and its temporal lobe is one of the lowest differentiated among the mammals (ROSE 1912). According to ZVORYKIN (1963), maximum ultrasonic capacity is therefore not correlated with the most highly differentiated, but rather with the simplest cortical structure. Here it might be objected that it seems insufficient to determine the degree of differentiation of a cortical area by means of a single staining method like that of *Nissl*, which does not show the synapse system and other neuron structures. In ZVORYKIN's

view, therefore, it is not the cortex which determines ultrasonic capacity, but other substrata to be found in deeper levels of the brain. Thus for example the outer segment of the upper olive and the ventral nucleus of the lateral lemniscus are very highly developed in the dolphin, but so reduced in man that the capacity to perceive ultrasonic waves has been lost.

Our research on *Platanista gangetica* agrees very well with ZVORYKIN's views. *Platanista*'s cortex is still only slightly differentiated. The subcortical acoustic system, however, and especially the colliculi posteriores, show a relatively high development.

ZVORYKIN (1963) is of the opinion that to start with all mammals were capable of hearing very high sounds, and that only later was this capacity reduced in certain groups, notably in the case of the primates.

The macroscopically observable quantitative differences in the individual sections of the acoustic systems of various species of whale, are probably related to the bioacoustically determined differences in frequency in the sonagrams. Further research will seek to establish this connection.

The function of the especially highly developed nucleus ellipticus and the lower olive is still not known. The cerebellum presents further problems. More than half the pontocerebellar fibres end in the powerful paraflocculus. Given the fact that in the pedunculus cerebri of the whale the temporo-occipital projections predominate, the ratio in size between temporal lobe and paraflocculus is very marked. But reliable evidence is still not available.

It might be supposed that the special development of the cerebellum in whales also has a connection with their characteristic powers of hearing. The idea of an " auditory area " in the cerebellum is not new. SNIDER and STOWELL (1944) in experiments with land mammals recorded responses to acoustic stimulation in the area of the lobulus simplex and the tuber vermis, in a region which is overlapped by a visual area. When the colliculus inferior is destroyed, these areas do not respond to physiological stimuli.

SNIDER and ELDRED (1948) report that stimulation of the temporal lobe provokes a response in the " auditory area " of the cerebellum and vice versa.

It still remains to find an answer to the question raised in the Introduction, as to whether the shape of the brain as such is an indication of a pluriphyletic origin of the Cetacea. For the sake of clarity we listed in the last Table (13) the main anatomical differences between *Archaeoceti*, *Odontoceti* and *Mysticeti*. It is in fact a provisional survey, since features which today are considered group specific may later turn out to be uncharacteristic in the light of research on other species. Much could be expected, for example, from an extensive study of the comparative ontogenesis of the brain of toothed and whalebone whales. When studying eye development we have noticed how structures which are quite distinct in the early embryonal stages, may, in the course of development and in accordance

with the law of convergence, gradually regress and thus be " lost " as morphological characteristics. Additional clues might be provided by the study of the brain (endocranial casts) of other fossil species, in order to follow the evolutionary trend of individual structures in the course of phylogeny.

TABELLE 13

Unterschiede im Hirnbau der Cetaceen

Struktur	*Archaeoceti*	*Odontoceti*	*Mysticeti*
Relatives Hirngewicht	extrem kleines Gehirn	Encephalisation bis zur Primatenstufe und *Homo sapiens*	geringeres relatives Hirngewicht
Nervus olfactorius	sehr gross	total zurückgebildet, bei *Hyperoodon* Rudimente vorhanden	immer vorhanden, aber reduziert
Auge		im Kammerwinkel kein Rochôn-Duvigneaud'sches Körperchen, Sklera dünner	Körperchen im Kammerwinkel vorhanden, Sklera enorm dick
Nervus opticus	gut entwickelt	bei mikrophthalmen Arten stark reduziert. Bei den übrigen weniger faserreich. Chiasmawinkel meistens etwas enger	faserreicher Chiasmawinkel sehr stumpf
Nervus trochlearis und abducens		bei mikrophthalmen Arten zurückgebildet	bei allen Arten vorhanden
Nervus trigeminus	stark entwickelt	gut entwickelt, bei fast allen Arten schwächer als N. acusticus, Ausnahme: *Physeter macrocephalus*, *Grampus griseus*, *Phocoenoides truei*, *Phocaena phocaena*	gut entwickelt, stärker als N. acusticus
Nervus facialis		etwa die Hälfte des Kalibers des N. trigeminus, Ausnahme: *Physeter macrocephalus*, etwa gleich stark wie N. trigeminus	etwa 1/3 des Kalibers des N. trigeminus, Ausnahme: *Balaenoptera physalus* 1/2
Nervus statoacusticus	N. vestibularis stärker entwickelt als N. acusticus	stärker als N. trigeminus, Ausnahme: *Physeter macrocephalus*, *Grampus griseus*, *Phocoenoides truei*, *Phocaena phocaena*	schwächer als N. trigeminus

TABELLE 13

(Fortsetzung)

Struktur	*Archaeoceti*	*Odontoceti*	*Mysticeti*
Medulla oblongata		Corpus trapezoides schmaler als bei Mysticeten, Breite der Olivae inferiores 3/5-4/5 der Medullabreite ,Ausnahme: Flussdelphine 2/5	Corpus trapezoides breiter als bei Denticeten, Breite der Olivae inferiores 1/3-2/5 der Medullabreite, Ausnahme: *Megaptera novaeangliae* 2/3
Mesencephalon		Colliculi posteriores wesentlich grösser als die anteriores, vor allem bei den *Platanistidae*	Colliculi posteriores und anteriores annähernd gleich gross Ausnahme: *Sibbaldus musculus*: hintere Colliculi grösser
Cerebellum	vom Grosshirn nicht bedeckt	zum grossen Teil vom Grosshirn überdeckt, Radiäre Teilung der Markstrahler, Rinde dünner, Flussdelphine 1/10, übrige Arten 1/6 des Totalhirngewichtes	teilweise vom Grosshirn überdeckt, Dichotome Teilung der Markstrahler, Rinde dicker, 1/5-1/4 des Totalhirngewichtes,
	Palaeocerebellum wahrscheinlich sehr stark entwickelt	Palaeocerebellum schwach entwickelt	
Diencephalon und Hypophyse	Hypophyse gross	Hypophyse relativ kleiner	Hypophyse relativ grösser
		Hypophyse intradural gelegen, Neuro- von Adenohypophyse getrennt, Neurosekretion nachweisbar	
Telencephalon	Lyssencephalie sehr wahrscheinlich	Gyrencephalie mit schmäleren Windungen, Rinde dünner, zellreicher, Ganglienzellen kleiner	Gyrencephalie mit breiteren Windungen, Rinde dicker, zellärmer, Ganglienzellen grösser

LITERATUR

ANDERSON, J. 1878. *Anatomical and zoological researches: comprising an account of the zoological results of the two expeditions to Western Yunnan in 1868 and 1875; and a monograph of the two cetacean genera: Platanista and Orcella.* 2 Vols. B. Quaritch Ltd., London.

ANDERSEN, S. *Personal communication.*

BECCARI, N. 1943. *Neurologia comparata anatomo-funzionale dei vertebrati compreso l'uomo.* Sansoni, Firenze.

COUNT, E. W. 1947. *Brain and body weight in man. Their antecedents in growth and evolution.* Ann. N.Y. Acad. Sci., 46: 993-1122.

CUNNINGHAM, D. J. 1877. *The spinal nervous system of the porpoise and dolphin.* J. Anat. Physiol., 11: 209-228.

DART, R. A. 1923. *The brain of the Zeuglodontidae (Cetacea).* Proc. zool. Soc. London, 42: 615-648, text figs. 1-21.

EDINGER, T. 1955. *Hearing and smell in cetacean history.* Mschr. Psychiat. Neurol., 129: 37-58.

GERSH, I. 1938. *Note on the pineal gland of the Humpback whale.* J. Mammal., 19: 477-480.

GIHR, M. und G. PILLERI. 1969. *Hirn-Körpergewichtsbeziehungen bei Cetaceen.* In: *Investigations on Cetacea*, Vol. I, ed. by G. Pilleri, Berne, pp. 109-126.

GORRY, J. D. 1963. *Studies on the comparative anatomy of the ganglion basale of Meynert.* Acta anat., 55: 51-104.

— and G. PILLERI. 1963. *The structure and comparative anatomy of the nucleus basalis Meynert of Delphinus delphis Linnaeus (Mammalia, Cetacea, Delphinidae).* Acta anat., 53: 268-275.

GRUENBERGER, H. B. *On the cerebral anatomy of the Amazon dolphin Inia geoffrensis.* In: *Investigations on Cetacea*, Vol. II, ed. by G. Pilleri (Volume in preparation).

GULDBERG, G. A. 1885. *Ueber das Centralnervensystem der Bartenwale.* Videnskabs-selskabs forhandl. S. 1-154, Christiania.

HALL, J. G. 1967. *Hearing and primary auditory centres of the whales.* Acta otolaryngol. Suppl. 224: 244-250.

HAMMELBO, S. 1967. Zit. nach Jansen und Jansen 1969.

HEDIGER, H. 1963. *Weitere Dressurversuche mit Delphinen und anderen Walen.* Z. Tierpsychologie, 20: 487-497.

JACOBS, M. S. and A. V. JENSEN. 1964. *Gross aspects of the brain and fiber analysis of cranial nerves in the great whales.* J. comp. Neurol. 123: 55-72.

JANSEN, J. and J. JANSEN. 1953. *Studies on the cetacean brain. The gross anatomy of the rhombencephalon of the fin whale (Balaenoptera physalus L.).* Hvalråd. Skr. Nr. 39: 1-14.

— and J. K. S. JANSEN. 1969. *The nervous system of Cetacea.* In: *The biology of marine mammals.* Ed. by H. T. Andersen, pp. 175-252. Academic Press, New York and London.

KELLOGG, W. N. and R. KOHLER. 1952. *Reactions of the porpoise to ultra-sonic frequences.* Science 116: 250.

KLEINENBERG, S. E., A. V. YABLOKOV, B. M. BEL'KOVICH and M. N. TARASEVICH. 1969. *Beluga (Delphinapterus leucas). Investigation of the species.* Israel Program for Scient. Transl. Jerusalem, 376 pp.

KORNELIUSSEN, H. K. 1964. *Fiber spectra of spinal nerve roots in Cetacea (Balaenoptera physalus)*. J. comp. Neurol. 123: 325-334.

— 1969. Vide Jansen und Jansen.

KRAUS, C. und M. GIHR. 1967. *Architectonical and volumetrical investigations on the thalamus of the Cetacea in comparison with the human brain.* Experientia 23: 973-976.

— und M. GIHR. 1968. *Vergleichend morphometrische Untersuchungen über den Thalamus der Cetacea.* J. Hirnforsch. 10: 441-449.

— und G. PILLERI. 1969 *a. Quantitative Untersuchungen über die Grosshirnrinde der Cetaceen.* In: *Investigations on Cetacea*, Vol. I, ed. by G. Pilleri, Berne, pp. 127-150.

— und G. PILLERI. 1969 *b. Zur Histologie der Grosshirnrinde von Balaenoptera borealis.* Ibid., pp. 151-170.

KRUGER, L. 1959. *The thalamus of the dolphin (Tursiops truncatus) and comparison with other mammals.* J. comp. Neurol. 111: 133-194.

KÜKENTHAL, W. 1889-1893. *Vergleichend-anatomische und entwick ungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren.* I.-II. Jen. Denkschr. 3. Bd.

— und T. ZIEHEN. 1893. *Ueber das Centralnervensystem der Cetaceen.* Denkschr. Med.-naturwiss. Ges. Jena 3: 80-198.

MANGOLD-WIRZ, K. 1966. *Cerebralisation und Ontogenesemodus bei Eutherien.* Acta anat. 53: 449-508.

MUSKENS, L. J. J. 1934. *Das supravestibuläre System.* Amsterdam, N. V. Noord-Hollandsche Uitgeversmaatschappij.

OGAWA, T. and S. ARIFUKU. 1948. *On the acoustic system in the cetacean brain.* Sci. Rep. Whale Res. Inst. Tokyo, 2: 1-20.

OSEN, K. K. and J. JANSEN. 1965. *The cochlear nuclei in the common porpoise, Phocaena phocaena.* J. comp. Neurol. 125: 223-258.

PILLERI, G. 1962. *Intelligenz und Gehirnentwicklung bei den Walen.* Panorama, Sandoz Basel, September 1962.

— 1962. *Die zentralnervöse Rangordnung der Cetacea (Mammalia).* Acta anat. 51: 241-258.

— 1963. *Zur vergleichenden Morphologie und Rangordnung des Gehirnes von Delphinapterus (Beluga) leucas Pallas.* Rev. Suisse Zool. 70: 569-586.

— 1964. *Morphologie des Gehirnes des Southern Right Whale, Eubalaena australis Desmoulins 1822 (Cetacea, Mysticeti, Balaenidae).* Acta zool. 46: 245-272.

— 1963-1965. *Morphologie des Gehirnes des Blauwals, Balaenoptera musculus Linnaeus (Cetacea, Mysticeti, Balaenopteridae).* Jahrb. Naturhist. Mus. Bern, pp. 187-203.

— 1966. *Ueber die Anatomie des Gehirns des Gangesdelphins, Platanista gangetica.* Rev. Suisse Zool. 73: 113-118.

— 1966 *a. Morphologie des Gehirnes des Seiwals, Balaenoptera borealis Lesson (Cetacea, Mysticeti, Balaenopteridae).* J. Hirnforsch. 8: 221-267.

— 1966 *b. Morphologie des Gehirnes des Buckelwals, Megaptera novaeangliae Borowski (Cetacea, Mysticeti, Balaenopteridae).* J. Hirnforsch. 8: 447-491.

— 1967. *Considérations sur le cerveau et le comportement du Delphinus delphis.* Rev. Suisse Zool. 74: 665-677.

— and M. GIHR. 1968. *On the brain of the Amazon Dolphin, Inia geoffrensis de Blainville 1817 (Cetacea, Susuidae).* Experientia 24: 932-933.

PILLERI, G. und A. WANDELER. 1962. *Zur Entwicklung der Körperform der Cetacea (Mammalia)*. Rev. Suisse Zool. 69: 737-758.

— und A. WANDELER. 1964. *Ontogenese und funktionelle Morphologie des Auges des Finnwals, Balaenoptera physalus Linnaeus (Cetacea, Mysticeti, Balaenopteridae)*. Acta anat., Suppl. 50: 1-74.

RAWITZ, B. 1903. *Das Zentralnervensystem der Cetaceen. I. Das Rückenmark von Phocaena communis Cuv. und das Cervikalmark von Balaenoptera rostrata Fabr.* Arch. mikrosk. Anat. Entwicklungsg. 62: 1-40.

RIDGWAY, S. H., FLANIGAN, H. J. and J. G. MCCORMICK. 1966. *Brain-spinal cord ratios in porpoises: possible correlations with intelligence and ecology*. Psychol. Sci. 6: 491-492.

R'EDWYL, H. Personal references. Institut für Angewandte Mathematik, Bern (Schweiz).

ROSE, M. 1912. *Histologische Lokalisation der Grosshirnrinde bei kleinen Säugetieren*. J. Psychol. Neurol. 19: 119.

SNIDER, R. S. and E. ELDRED. 1948. *Cerebral proportions to the tactile, auditory and visual areas of the cerebellum*. Anat. Rec., 100: 714.

— and A. STOWELL. 1944. *Receiving areas of the tactile, auditory and visual systems in the cerebellum*. J. Neurophysiol. 7: 331-357.

VAN VALEN, L. 1968. *Monophyly or diphyly in the origin of whales*. Evolution 22: 37-41.

WILSON, R. B. 1933. *The anatomy of the brain of Balaenoptera sulphurea*. J. comp. Neurol. 58: 419-480.

YABLOKOV, A. V. 1964. *Convergence or parallelism in the evolution of cetaceans*. Paleont. Zhur. 97-106 (translated in: Int. Geol. Rev. 7: 1461-1468).

ZVORYKIN, V. P. 1963. *Morphological substrate of ultrasonic and locational capacities in the dolphin*. Arkhiv Anat., Histol. Embriol. 45: 647-654.

Abkürzungen

(Tafeln I-VIII)

A	Aquaeductus Sylvii
Ab	Arteria basilaris
Av	Arbor vitae (Lobus medianus cerebelli)
Bt	Bulla tympani
C	Capsula interna
Cc	Corpus callosum
Ce	Cerebellum
Ch	Chiasma nervorum opticorum
Ci	Colliculus inferior
Co	Cochlea
Cs	Colliculus superior
D	Dura mater
F	Lobus frontalis
Fi	Fissura interhemisphaerica
Frs	Fissura retrosplenialis
FS	Fissura Sylvii
Hy	Hypophysis cerebri
If	Infundibulum

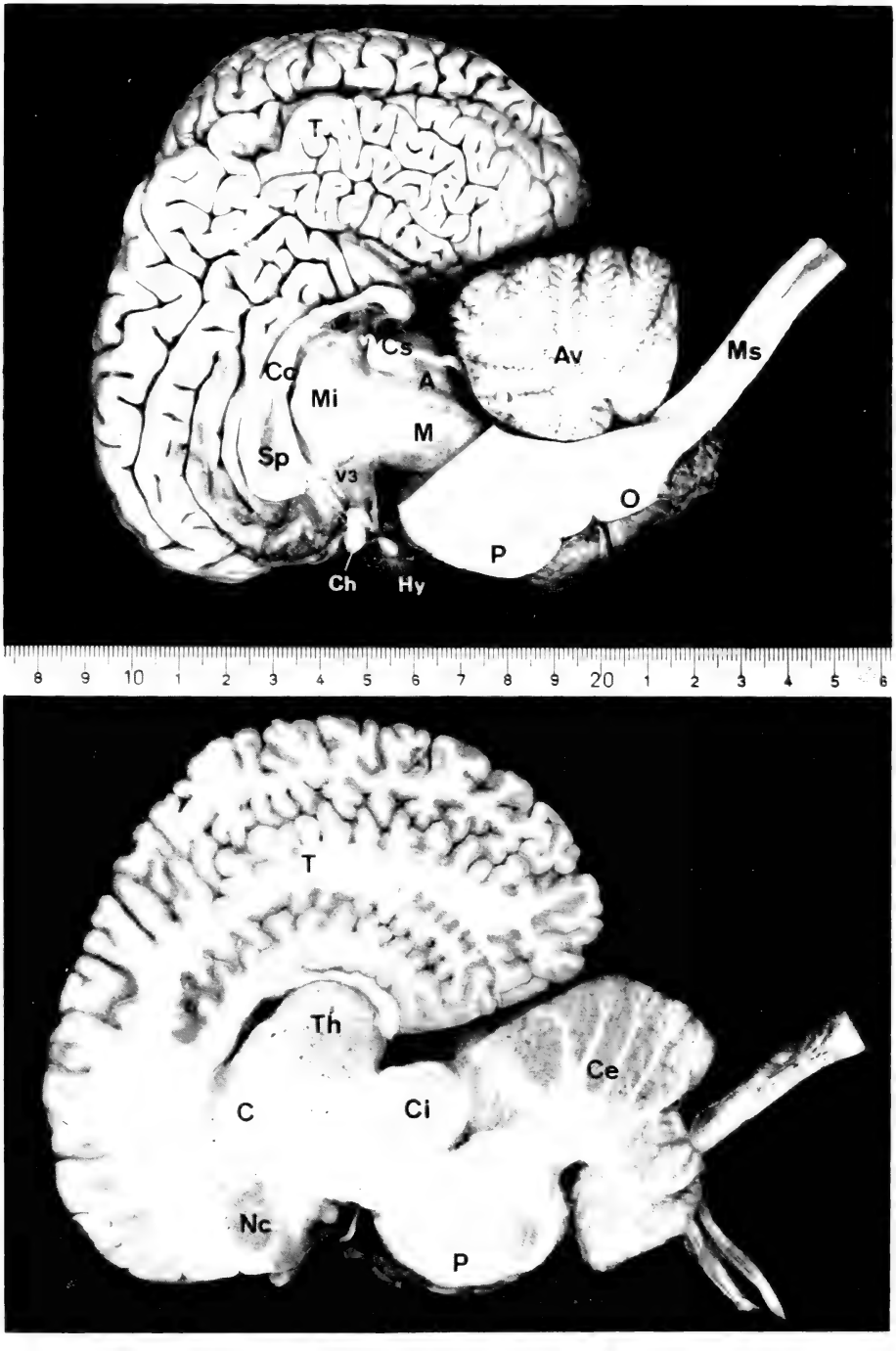
IR	Insula Reili
M	Mesencephalon
Mi	Massa intermedia
Ms	Medulla spinalis
Nc	Nucleus caudatus
O	Oliva inferior
P	Pons
Pf	Polus frontalis
Pt	Polus temporalis
Pu	Putamen
Pvx	Paraflocculus ventralis x
Re	Rete mirabile
Sh	Sulcus hippocampi
Sp	Septum pellucidum
Sv_1, Sv_2	Nervus spinalis, radix ventralis
T	Telencephalon
Th	Thalamus
To	Tuberculum olfactorium
V	Ventriculus cerebri lateralis
V3	Ventriculus tertius
2	Nervus opticus
3	Nervus oculomotorius
5	Nervus trigeminus
6	Nervus abducens
7	Nervus facialis
8	Nervus stato-acusticus
9	Nervus glossopharyngicus
10	Nervus vagus
11	Nervus accessorius
11s	Nervus accessorius, Radix spinalis
12	Nervus hypoglossus

TAFEL I.

Aufnahme der Hirnbasis mit Hirnnerven. Basale Knochenteile, Dura mater encephali und Rete mirabile zum Teil *in situ*. *Tursiops truncatus*, Sammlung G. Pilleri.

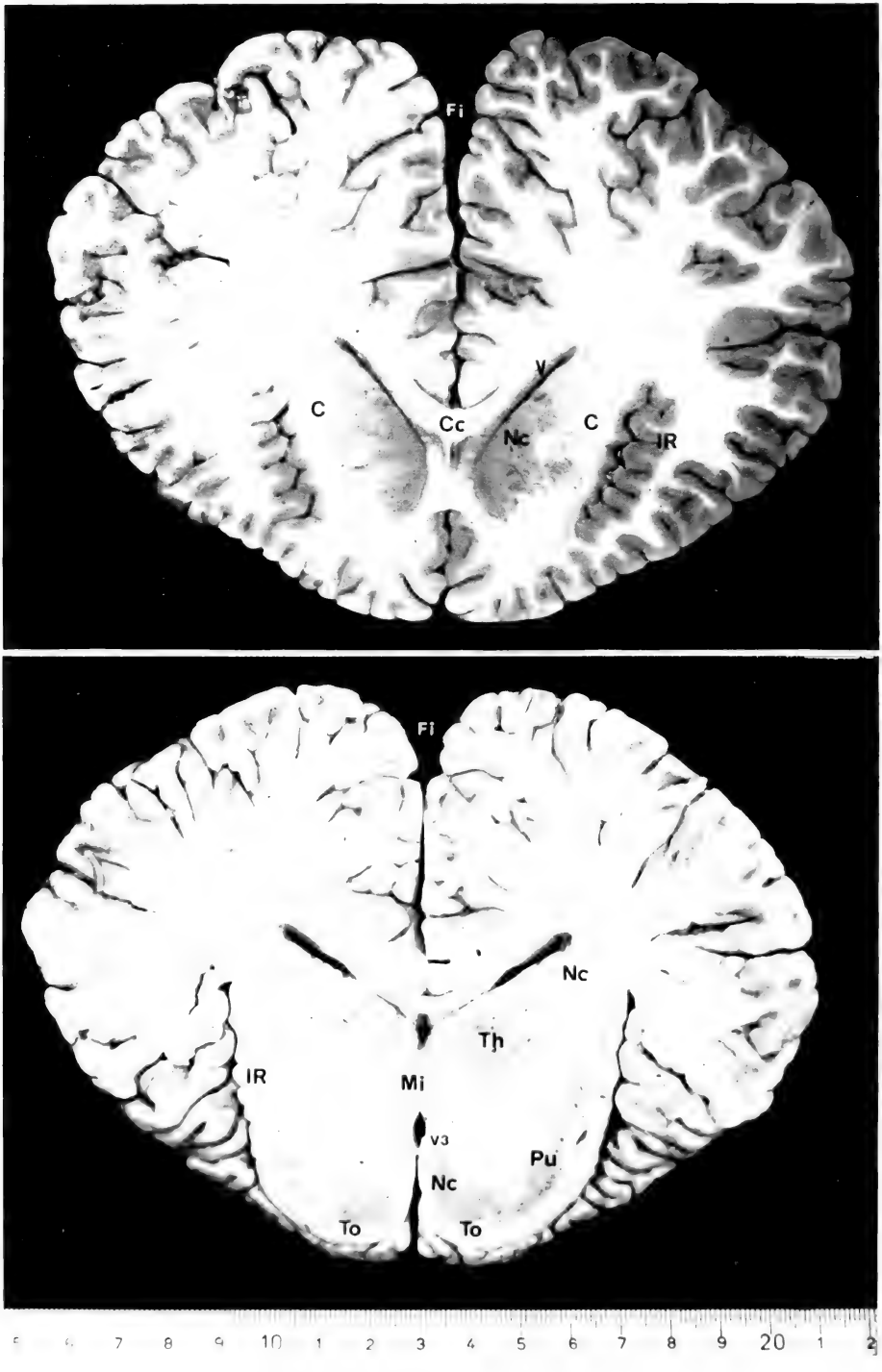
TAFEL II.

Aufnahme der Hirnbasis nach Freilegung der Hirnnerven und Oeffnung der Bulla thympanica rechts. *Tursiops truncatus*, Sammlung G. Pilleri.



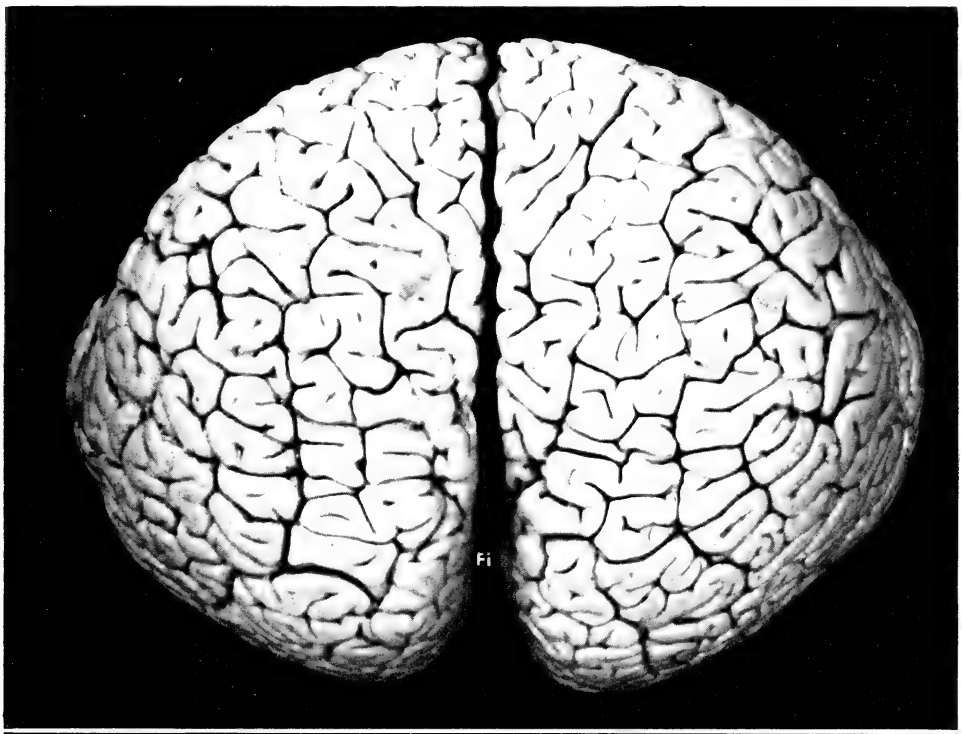
TAFEL III.

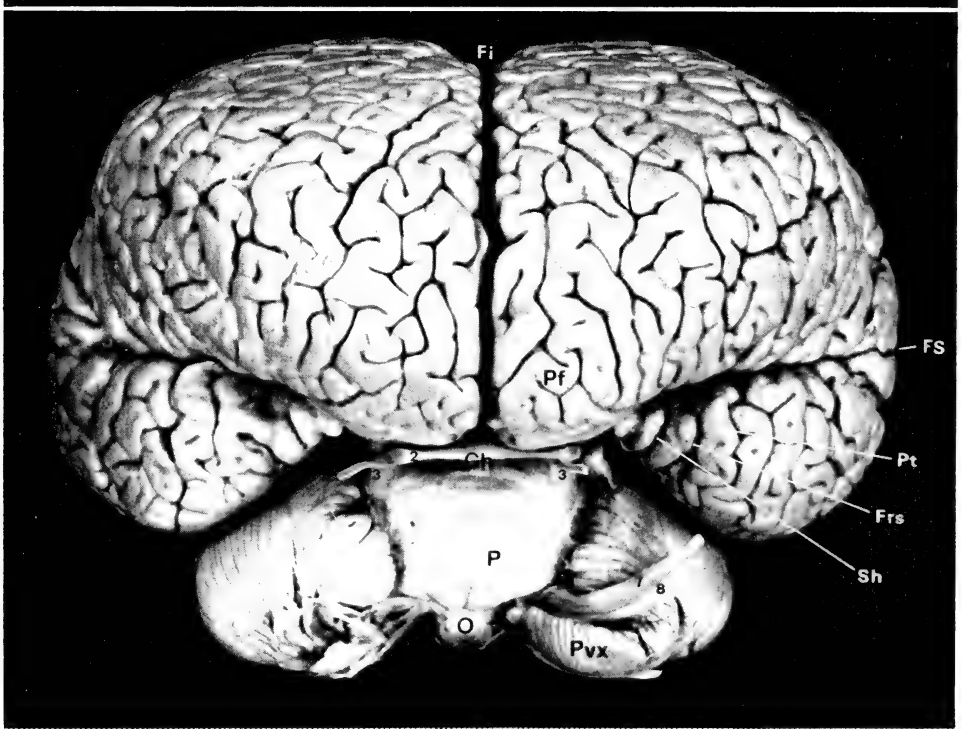
Oben, Mediansagittalschnitt durch das Gehirn von *Tursiops truncatus*. Unten, Parasagittalschnitt (links) durch das gleiche Gehirn in der Ebene des Colliculus inferior. Sammlung G. Pilleri.



TAFEL IV.

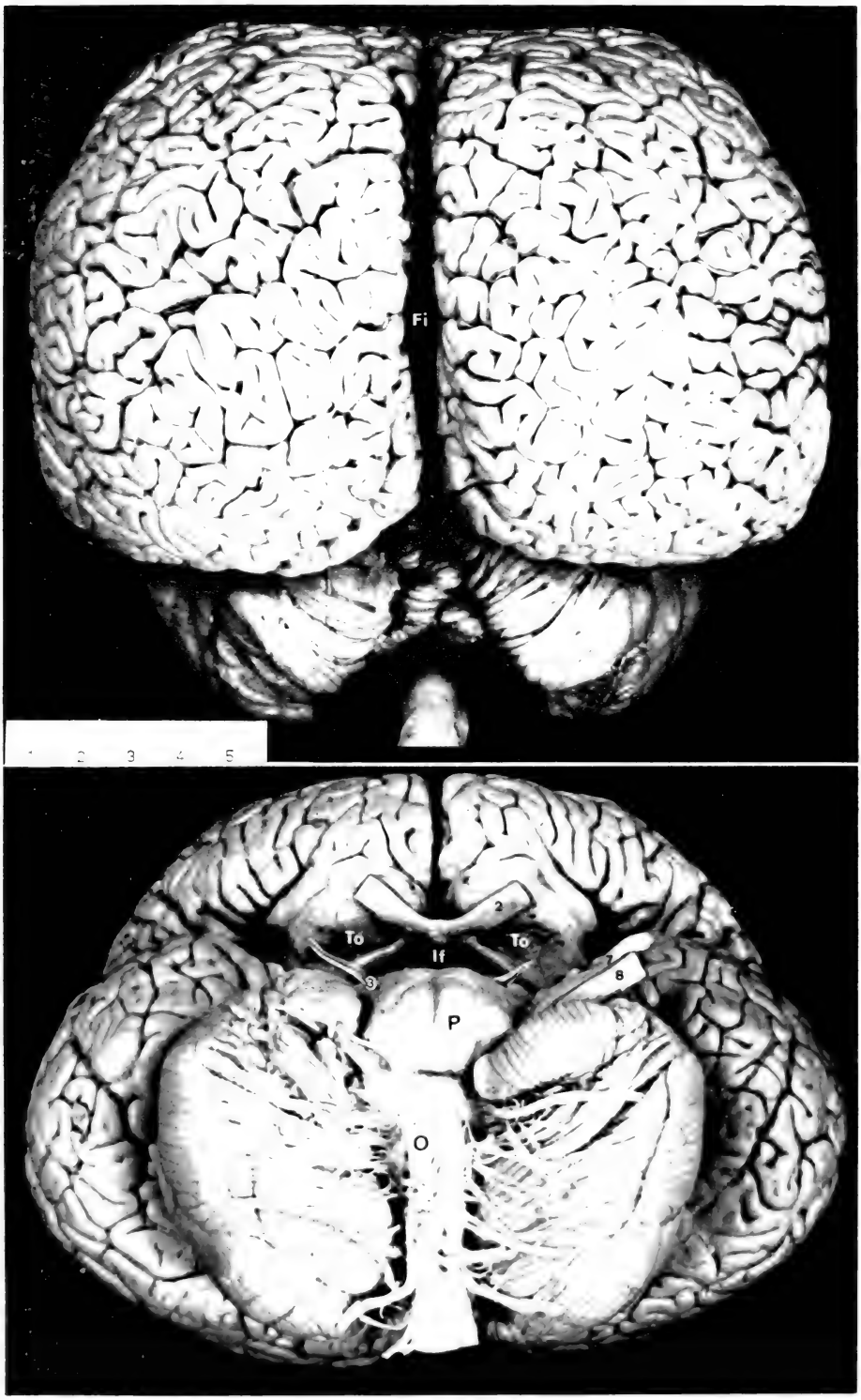
Frontalschnitte durch das Gehirn von *Tursiops truncatus*: oben, in der Ebene des Nucleus caudatus (maximale Ausdehnung); unten in der Ebene des vorderen Thalamus.
Sammlung G. Pilleri.





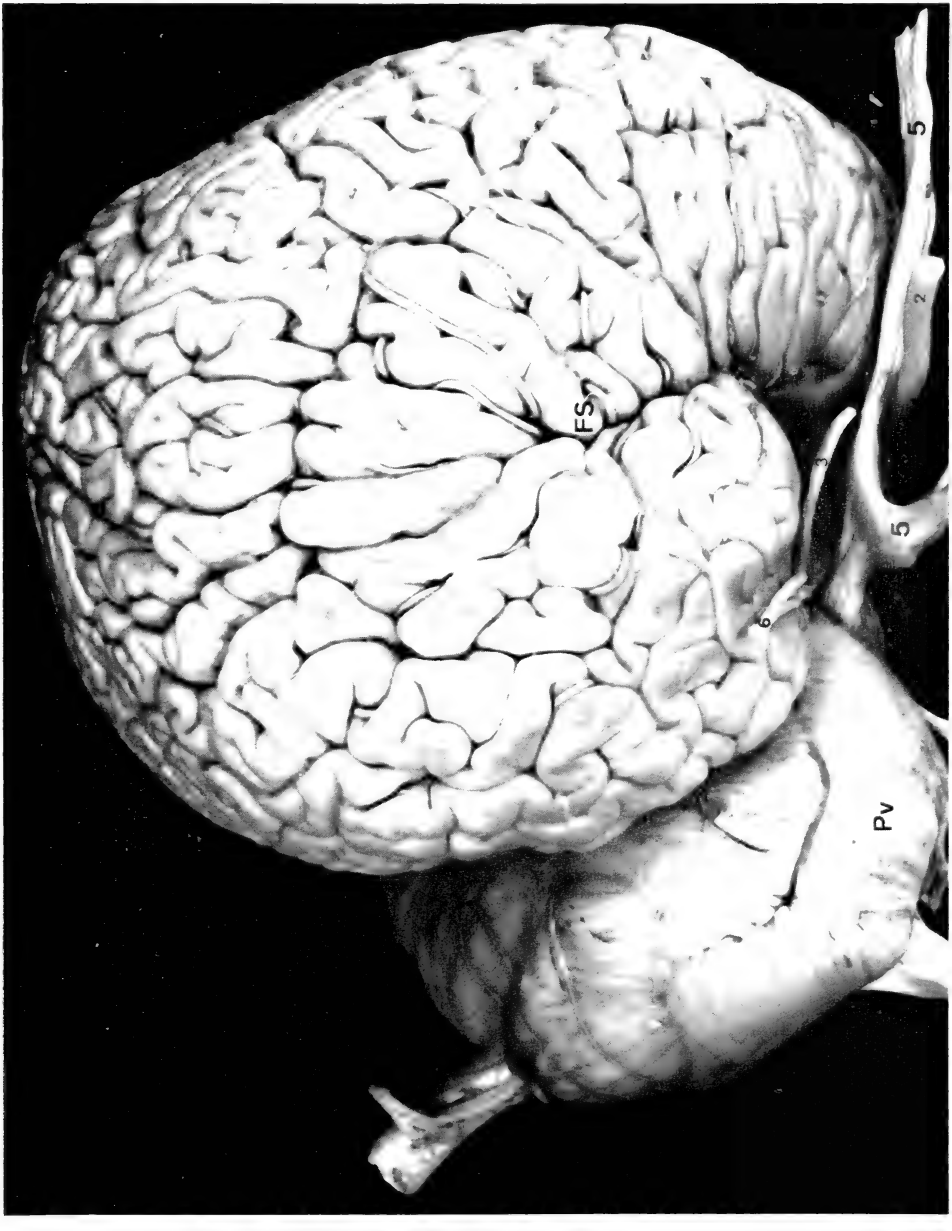
TAFEL V.

Dorsofrontale (oben) und frontale Aufnahme (unten) des Gehirnes von *Tursiops truncatus*. Sammlung G. Pilleri.



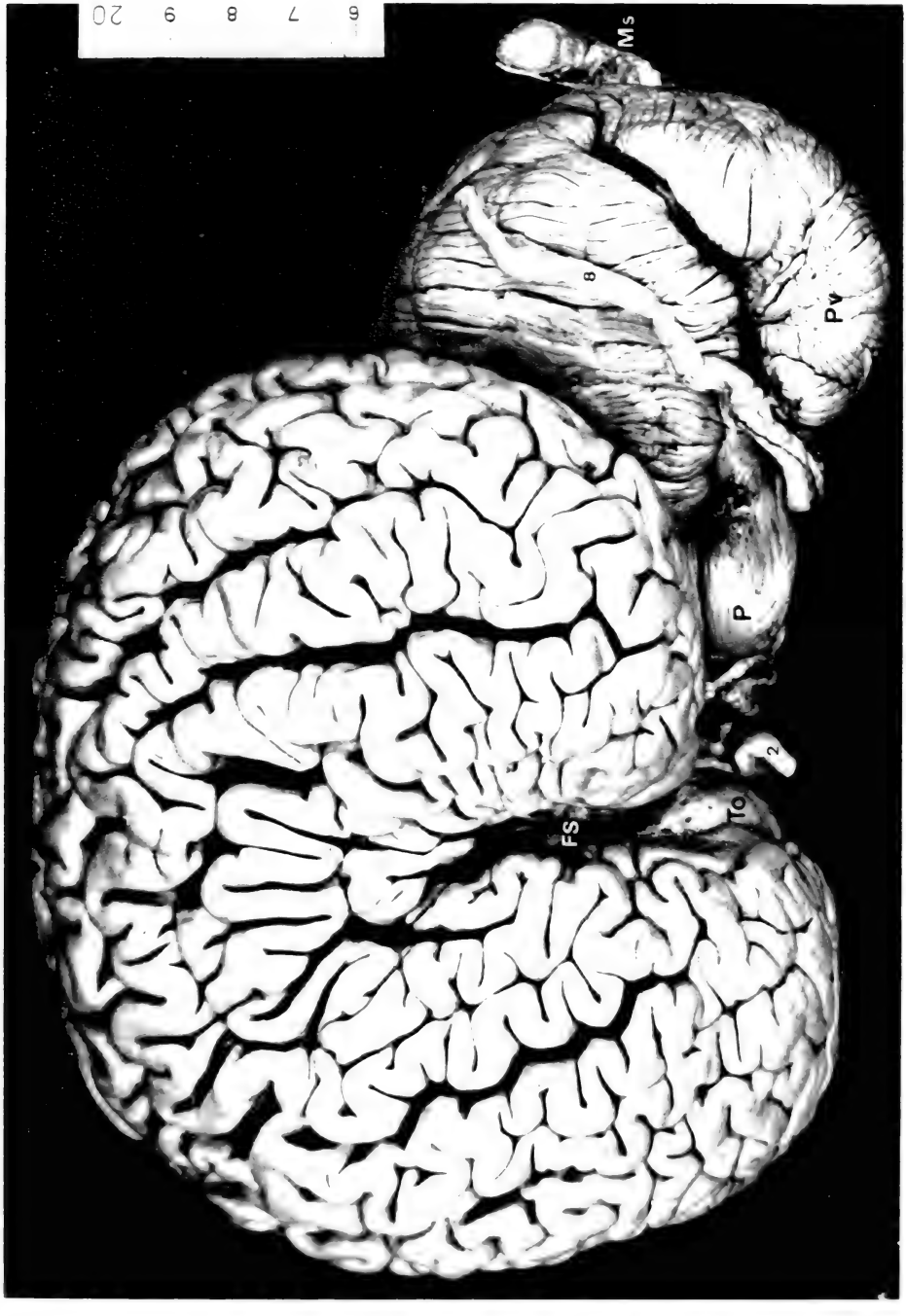
TAFEL VI.

Dorsale (oben) und basale Aufnahme (unten) des Gehirns von *Tursiops truncatus*. Sammlung G. Pilleri.



TAFEL VII.

Laterale Aufnahme (rechte Seite) des Gehirns von *Tursiops truncatus*. Sammlung G. Pilleri.



TAFEL VIII.

Laterale Aufnahme des Gehirns von *Balaenoptera physalus* (Finnwal). Sammlung G. Pilleri.

Tome 76, nº 51 — décembre 1969

Funde von Myotis oxygnathus (Monticelli) 1885 in Nordtirol (Österreich) und in der Schweiz

von

Volker MAHNERT

Aus dem Institut für Zoologie der Universität Innsbruck (Vorstand: Univ. - Prof. Dr. H. JANETSCHEK) und der Alpinen Forschungsstelle Obergurgl der Universität Innsbruck (Vorstand: Univ. - Prof. Dr. W. HEISSEL).

Myotis oxygnathus, das Kleine Mausohr, ist im Süden und Osten Europas weit verbreitet; als nördliche Verbreitungsschranke gilt in Mitteleuropa der Alpenhauptkamm. BAUMANN (1949) hatte noch festgestellt: „... sie geht aber nie über den Alpenkamm nach Norden." Die Art dringt zwar in den Randgebieten der Alpen zu deren Nordabdachung vor, doch erfolgt dieser Vorstoß nicht durch die Überwindung des Alpenhauptkammes, sondern mehr durch Umgehung des Alpenbogens. So sind aus Niederösterreich solche Vorstöße westpannonischer Populationen bekannt (z.B. Goldloch im Türnitzer Höger: BAUER und WETTSTEIN, 1965; Türkenloch bei Kleinzell: MAYR und WIRTH, 1967). In der Schweiz stellte BERTHOUD (in litt.) ein Auftreten der *Myotis oxygnathus* am nördlichen Alpenabfall fest, wobei dieses Vordringen wahrscheinlich aus dem Französischen Jura her erfolgte. Ich selbst konnte in Nordtirol zwei Vorkommen dieser Art im Inntal auffinden; damit ist der Nachweis erbracht, daß *Myotis oxygnathus* auch den Alpenhauptkamm zu überfliegen vermag und diese — geographische — Ausbreitungsschranke überwindet.

Fundorte: Nordtirol: Schloß Tratzberg bei Schwaz, 22.IX.1967: 2♂♂ (67-99, 100); Imst, Pfarrkirche, 6.X.1968: 1♂ 3♀♀ (68-127—130). — Schweiz: Préalpes vaudoises, Grotte de la Lunette (combe de Bryon, au-dessus de Leysin, sur le versant est des Tours d'Aï et de Mayen), 1830 m (!), 16.IX.1966: 1♂ juv., dét. V. Aellen, leg. G. Berthoud.

	67-99 ♂ ad.	67-100 ♂ diesj.	68-127 ♂ ad.	68-128 ♀ diesj.	68-129 ♀ diesj.	68-130 ♀ diesj.
CB[1]	19,4	19,5	19,2	20,0	19,5	19,9
Zyg.	13,3	13,5	13,5	13,3	13,1	13,0
Gew.	20,5	20,5	23,0	27,0	18,0	19,0

Die Schädel der Tiere 67-99 und 68-129 werden als Beleg in der Sammlung des Muséum d'Histoire Naturelle de Genève deponiert, die übrigen Schädel befinden sich in der Sammlung Mahnert.

Die Nordtiroler Tiere liegen mit ihren Schädelmaßen mehr an der unteren Grenze der Maße, die z.B. MILLER (1912) (CB 18,6-21,4; Zyg. 12,4-14,8) oder auch BAUER (1960) (CB 20,0-21,0; Zyg. 13,4-14,1) angeben; auch WETTSTEIN (1925) hatte bei dem Exemplar aus St. Leonhard (Südtirol) eine CB von 21,0 mm gemessen. Leider stehen die Körpermaße meiner Exemplare nicht zur Verfügung, da diese aus mangelnder Erfahrung ungenau abgenommen wurden und daher für einen sicheren Vergleich ungeeignet sind.

Das junge ♂ aus der Höhle von Bryon in den Waadtländer Voralpen zeigt sowohl in den Körper- wie auch in den Schädelmaßen (die von Herrn Dr. Aellen abgenommen und mir von Herrn Berthoud liebenswürdigerweise zur Verfügung gestellt wurden) die durchschnittlichen Dimensionen einer *M. oxygnathus:*

Körpermaße:

KR	Schw.	Ohr	Tragus	UA	HF	Tibia	3.F.	4.F.	5.F.
70	51	20	8,8	55	12	22	91,5 (51,5; 18; 22)	76 (50; 14; 12)	74 (50; 13; 11)

Schädelmaße:

Tot.	CB	C-M³	P⁴-M³	Zyg.	MB	IB	M³-M³ ex.	C-C ex.	M² b.a.
21,9	20,4	8,8	6,0	13,3	10,1	5,2	8,5	5,6	2,8

In Österreich war diese Art bisher nur aus den drei Bundesländern Niederösterreich, Burgenland und Steiermark bekannt (BAUER und WETTSTEIN, 1965). MAYR und WIRTH (1967, 1968) konnten in den folgenden Jahren neue Höhlenvorkommen in Niederösterreich (Schneeschacht auf der Hohen Wand, Dreidärrische

[1] Verwendete Abkürzungen; die Längenmasse sind in mm, das Gewicht in Gramm angegeben.

KR	Kopf-Rumpf-Länge	Tot	Gesamtlänge des Schädels
Schw	Schwanzlänge	CB	Condylobasallänge
UA	Unterarm	MB	Mastoidbreite
HF	Hinterfuß	IB	Interorbitalbreite
(3.) F.	(3.) Finger	M³-M³ ex	Außenabstand M³-M³
Gew.	Gewicht	C-C ex	Außenabstand C-C
		M² b.a	largeur M² bord antérieur

Höhle im Anninger, Güntherhöhle und Zwerglloch bei Hundsheim, Türkenloch bei Kleinzell, Markiertes Windloch im Großen Otter, Hauserlucke bei Mannersdorf im Leithagebirge) und in der Steiermark (Tropfsteinhöhle und Bärenhöhle im Schachnerkogel) auffinden (die Nachforschungen in Höhlen Oberösterreichs, Salzburgs und Kärntens blieben in dieser Hinsicht bislang erfolglos). Alle diese Exemplare dürften den westpannonischen Populationen angehören, die ihre Sommerquartiere in der Kleinen Ungarischen Tiefebene haben, während sie zur Überwinterung in die Höhlen am Fuße der Ostalpen ziehen (BAUER und STEINER, 1960).

Aufgrund der überraschenden Feststellung von *Myotis oxygnathus* in Nordtirol hatte ich die Vermutung gehegt, daß die Art auch an lokalklimatisch begünstigten Stellen in Süddeutschland auftreten könnte: *Miniopterus schreibersi* konnte bisher regelmäßig im Kaiserstuhl angetroffen werden. Das Kleinmausohr ist in Deutschland rezent jedoch nicht aufgefunden worden (ISSEL, KÖNIG, ROER, in litt.), und auch in zahlreichen zwischeneiszeitlichen Fledermausresten aus fränkischen Höhlen war *Myotis oxygnathus* nicht vertreten (ISSEL, in litt.)

Das Schweizer Vorkommen der Art war bisher auf das südliche Tessin beschränkt (BAUMANN, 1949). Eine eventuelle Arealvergrößerung könnte der o.e. Fund Berthouds bei Bryon andeuten, wobei allerdings Berthoud (in litt.) selbst dazu bemerkt: „... comme *Myotis myotis*, c'est une espèce qui fait probablement de grands déplacements, et que d'autre part: les jeunes individus présentent une période d'erratisme ce qui fait que très souvent ils s'égarent". Da das Kleinmausohr Höhlen des Französischen Jura besucht, ist es leicht möglich, daß sich dieses junge ♂ von dort her verirrte (BERTHOUD, in litt.).

Aus Südtirol (und Oberitalien) ist *Myotis oxygnathus* seit langem bekannt; die nördlichsten Fundorte sind Bozen (MILLER, 1912) und St. Leonhard im Passeiertal (WETTSTEIN, 1925). Es kann angenommen werden, daß die Vorkommen in Nordtirol auf eingewanderte Kleinmausohren aus Südtirol zurückgehen. Zwei Wanderwege stehen für diese Annahme zur Diskussion: einerseits über die Talfurche Eisack — Brenner, andererseits über Vinschgau (Etsch) — Reschen-Scheideck. Der Weg durch das Etschtal erscheint mir wahrscheinlicher: der Fund in St. Leonhard deutet in diese Richtung, darüberhinaus erbeuteten DEUCHLER und MEYLAN 1965 in der Kirche von Laatsch bei Glurns aus einer größeren Kolonie von *Myotis myotis* und *Myotis oxygnathus* 2♂♂ des Kleinmausohres, die AELLEN überprüft hat (AELLEN, in litt.) [1].

Die Einwanderung südlicher Formen über den Reschenpaß in das Inntal ist durch Untersuchungen an anderen Tiergruppen eindrucksvoll belegbar: so anhand der Landschnecken (JAECKEL, 1958) oder der Schmetterlinge (DANIEL und WOLFS-

[1] Dr. Aellen machte mich freundlicherweise auf die Funde in Laatsch (Laudes) und in der "Grotte de la Lunette" aufmerksam.

BERGER, 1955). OSTHELDER (1938) kam durch seine lepidopterologischen Ergebnisse zum Schluß, daß „.... die Einwanderung südlicher Arten und Formen in das Gebiet des oberen und mittleren Tiroler Inntals in stärkerem Maß über den Reschenpaß, in geringerem Maß über den Brenner... erfolgt". Eine Ausbreitung der doch wärmeliebenden *Myotis oxygnathus* wird durch die klimatischen Besonderheiten dieses Tales begünstigt. So kann lokal noch Weinbau betrieben werden (Imst, Zirl bei Innsbruck), zahlreiche wärmeliebende Wirbellose und Wirbeltiere sind in ihrem Tiroler Vorkommen (mehr oder weniger) auf das Inntal beschränkt, z.B. *Euscorpius germanus* und *E. carpathicus* (Umgebung von Imst) oder auch die Mauereidechse *Lacerta muralis* (JANETSCHEK, 1960). Aus der Anzahl der ornithologischen Besonderheiten des Inntals seien nur beispielhaft die Brutvorkommen des Steinrötels *Monticola saxatilis* (WALDE und NEUGEBAUER, 1936) und der Zippammer *Emberiza cia* (WALDE, 1940) und das Vorkommen der Maskenstelze *Motacilla flava feldegg* (MYRBACH, 1968) erwähnt. An mehreren Orten ist auch *Myotis emarginatus* nachgewiesen (BAUER und WETTSTEIN, 1965). Es wäre also nicht allzu überraschend, wenn das Kleine Mausohr praktisch im gesamten oberen Inntal bis nach Innsbruck an günstigen Stellen vorkommt. Wie weit die Art (wenigstens in Sommerkolonien) in das untere Inntal über Schwaz hinaus vorzudringen vermag, ist noch zu untersuchen. Schloß Tratzberg bei Schwaz ist sicher ein Sommerquartier [2]: von der während des Frühjahrs und Sommers auftretenden Kolonie waren am 22. September nur mehr 2♂♂ (und zwei Exemplare der *Rhinolophus ferrumequinum*) aufzuspüren.

Bei dem Vorkommen in der Kirche von Imst dürfte es sich ebenfalls um eine Sommerkolonie (bestehend aus ca. 50 Exemplaren von *Myotis oxygnathus* und *Myotis myotis*) handeln; allerdings muß hier der Aufbruch in das Winterquartier sehr spät erfolgt sein (gegen Mitte Oktober).

Unbeantwortet bleibt die Frage nach den Überwinterungsorten: rein von ihren ökologischen Ansprüchen her müßte *Myotis oxygnathus* in Tiroler Höhlen überwintern können. In Niederösterreich fanden MAYR und WIRTH (1967) überwinternde Exemplare (wenn auch in geringer Anzahl) in einer Höhle in 1300 m Höhe (Goldloch im Türnitzer Höger). Aus der Rarau-Höhle im gleichnamigen Massiv (Rumänien, Moldavia), die immerhin in 1500 m Höhe liegt, berichten VALENCIUC und ION (1964) von Winterkolonien mit insgesamt ca. 5000 Exemplaren des Kleinen und Großen Mausohrs; Überwinterungen von Einzeltieren außerhalb einer Kolonie kamen vor. Den o.e. bisher höchsten Fundort stellte BERTHOUD in einer Höhe von 1830 m fest: das bei dieser Gelegenheit erbeutete ♂ befand sich bereits in tiefer Lethargie. Zu dieser Zeit (16. September) hatte bereits Schneefall eingesetzt.

[2] Durch Dachstuhlarbeiten im Frühjahr 1969 wurde leider die gesamte Kolonie aus diesem Quartier vertrieben, und auch eine Wiederbesiedlung dieses Quartiers dürfte durch die vorgenommene Imprägnierung des hölzernen Dachstuhls unwahrscheinlich geworden sein.

Den Tiroler Fledermausvorkommen und besonders den Höhlenquartieren ist bisher fast keine Aufmerksamkeit gewidmet worden: die oben diskutierte Möglichkeit einer Überwinterung im Gebiet kann demnach weder schlüssig bejaht noch verneint werden. Mir erscheint jedoch der Gedanke unwahrscheinlich, daß *Myotis oxygnathus* nach dem Süden in Winterquartiere zieht, auch wenn dies rein entfernungsmäßig theoretisch möglich ist. So haben BAUER und STEINER (1960) bis zu 170 km lange Wanderungen dieser Art erwähnt. Derlei Fragen können aber erst nach intensiver Nachforschung und Beringung abgeklärt werden.

DANKSAGUNG

Für Auskünfte bzw. Verfügungserlaubnis über bisher unveröffentlichte Funde bin ich zu aufrichtigen Dank verpflichtet: Herrn Direktor Dr. V. Aellen, Genf; G. Berthoud, Lausanne; K. Deuchler, Rüschlikon; Dr. W. Issel, Augsburg; Dr. C. König, Ludwigsburg; Dr. A. Meylan, Lausanne; Dr. H. Roer, Bonn. Insbesondere habe ich Herrn Dr. H. M. Steiner, Wien, zu danken für die Überprüfung meiner Determination und für wertvolle Hilfe und Ratschläge; Herrn Prof. Dr. H. Janetschek, Innsbruck, danke ich für die hilfreiche Durchsicht des Manuskriptes.

LITERATUR

BAUER, K. (1960). *Die Säugetiere des Neusiedlersee-Gebietes (Österreich)*. — Bonn. zool. Beitr. 11 (2-4): 141-344.

BAUER, K., H. STEINER (1960). *Beringungsergebnisse an der Langflügelfledermaus (Miniopterus schreibersi) in Österreich*. — Bonn. zool. Beitr. 11 (Sonderh.): 36-53.

BAUER, K., O. v. WETTSTEIN-WESTERSHEIMB (1965). *Mammalia, 1. Nachtrag*. — Catalogus Faunae Austriae XXIc: 17-24.

BAUMANN, F. (1949). *Die freilebenden Säugetiere der Schweiz*. Bern, 492 pp.

DANIEL, F., J. WOLFSBERGER (1955). *Die Föhrenheidengebiete des Alpenraumes als Refugien wärmeliebender Insekten. I. Der Kaunerberghang im Oberinntal*. — Z. Wiener ent. Ges. 40: 13-135.

JAECKEL, S. G. A. (1958). *Zur zoogeographischen Bedeutung des Nauderstals (Zentral alpen zwischen Inn und Etsch) nach Untersuchungen an Landschnecken*. — Zool. Anz. 160 (1-2): 31-36.

JANETSCHEK, H. (1960). *Die Alpen von Zell am See bis Bregenz*. — Exkursionsführer XI. Entomologenkongress Wien 1960: 115-191.

MAYR, A., J. WIRTH (1967). *Über Fledermausbeobachtungen in österreichischen Höhlen im Jahre 1966*. — Die Höhle 18 (3): 69-73.

— (1968). *Über Fledermausbeobachtungen in österreichischen Höhlen im Jahre 1967*. — Die Höhle 19 (3): 87-91.

MILLER, G. S. (1912). *Catalogue of the Mammals of Western Europe (Europe exclusive of Russia)*. — British Museum (Nat. Hist.) London, 1019 pp.

MYRBACH, H. (1968). *Beobachtungen von Schafstelzen bei Innsbruck.* — Egretta 11: 2-3.
OSTHELDER, L. (1938). *Die südlichen Bestandteile der Schmetterlings-Fauna des Tiroler Inntales.* — Mitt. Münchner ent. Ges. 28: 119-128.
VALENCIUC, N., I. ION (1964). *La grotte de Rarau. Dates écologiques sur les colonies des chauves-souris de cette grotte.* — Ann. sci. Univ. "Al.I. Cuza", Jassy: 10, sect. II a (2): 293-303 (rumänisch mit franz. Zus.).
WALDE, K. (1940). *Die Zippammer (Emberiza cia L.), als Brutvogel neu für Tirol-Vorarlberg.* — Orn. Monatsber. 48: 152-153.
WALDE, K., H. NEUGEBAUER (1936). *Tiroler Vogelbuch.* — Innsbruck, 248 pp.
WETTSTEIN-WESTERSHEIMB, O. VON (1925). *Beiträge zur Säugetierkunde Europas I.* — Arch. Naturgesch. 91, Abt. A (1): 139-163.

Tome 76, nos 52 à 60. — Décembre 1969

COMMUNICATIONS
FAITES PENDANT LA SESSION DE LA SOCIÉTÉ HELVÉTIQUE DES SCIENCES NATURELLES
A ST. GALL LES 4 ET 5 OCTOBRE 1969.

MITGETEILT AN DER JAHRESVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN NATURFORSCHENDEN
GESELLSCHAFT IN ST. GALLEN, DEN 4. UND 5. OCTOBER 1969.

Seront publiées plus tard ou ailleurs:

Werden säpter oder an anderem Orte veröffentlicht:

G. Wagner, Bern. — Verfolgung von Brieftauben im Helikopter.

H. Ulrich, Zürich. — Der Entwicklungszyklus von *Heteropeza pygmaea*, einer Gallmücke mit viviparer Paedogenese.

D. Went, Zürich. — Mikro-Zeitraffer-Film der Embryonalentwicklung in vitro von *Heteropeza pygmaea.*

V. Dittrich, Basel. — Der Mechanismus des Gasaustausches im Spinnmilbenei.

R. Gasser, Basel. — Morphologische Untersuchungen an Spinnmilben mit Hilfe des Rasterelektronenmikroskops.

A. Scholl und **H. M. Eppenberger,** Bern. — Multiple Formen der Kreatinkinase bei Fischen.

F. Privat, Genève. — Contribution à l'étude du mode de nutrition de *Tilapia rondalli* en groupe.

F. Privat, Genève. — Quelques effets de la lumière et de la température sur la consommation alimentaire de *Tilapia rondalli* en aquarium.

N° 52. **E. Dober,** und **P. A. Tschumi,** Bern. — Entwickeln sich die Extremitäten von *Xenopus laevis* Daud. ohne Epidermisleiste?

(Mit 5 Textabbildungen.)

Zoologisches Institut der Universität Bern, Abteilung für Entwicklungsphysiologie. Leitung: Prof. Dr. P. A. Tschumi.

Einleitung

Seit Beginn der entwicklungsphysiologischen Arbeiten an der Tetrapodenextremität waren die Probleme der Determination und insbesondere der Bedeutung von Mesoderm und Ektoderm für die Gliedmassenentwicklung von besonderem Interesse. (Braus 1906; Harrison 1918; Steiner 1921; Balinsky 1927, 1929, 1931, 1935; Filatow 1928, 1930; Mangold 1929; Detwiler 1933; Rotmann 1933; u.a.). Schon in den 20er und 30er Jahren ist der Epidermis eine morphogenetische Rolle zugeschrieben worden, allerdings ohne dass die damals vorliegenden Befunde eine endgültige Lösung des Problems erlaubt hätten.

Erst die Ergebnisse Saunders (1948) gaben der Entwicklungsphysiologie in obiger Richtung neue Impulse. Seine Theorie über die Bedeutung des Ektoderms und insbesondere über die Unentbehrlichkeit der Epidermis- oder Randleiste erweckte wiederum lebhaftes Interesse für das Problem der Wechselwirkung zwischen Epidermis und Mesenchym und insbesondere für die Bedeutung der Leiste für das apikale Wachstum der Knospe.

Zu diesem Problem sind zwei verschiedene Hypothesen aufgestellt worden:

— Verschiedene Forscher (Saunders, Zwilling, Tschumi, Hampé, Milaire, u.a.) halten das Vorhandensein einer Leiste für notwendig und glauben, dass die Epidermisleiste die Bildung der Extremitätenelemente durch Proliferation aus proximaleren Bereichen des Mesoblasten veranlasst.

— Andere Forscher (Amprino, Camosso, Barasa, Bell, u.a.) deuten die Leiste als Stauungs und Abbauzone der an der Extremitätenbasis wachsenden Epidermis; jedenfalls sprechen sie ihr eine morphogenetisch — induktive Wirkung ab.

Die Frage nach der Bedeutung und Funktion dieser Leiste ist heute, zwanzig Jahre nach der ersten Saunder'schen Arbeit und trotz einer Vielzahl von Experimenten (Saunders 1948, Saunders, Cairns & Gasseling 1955, 1957, 1959; Zwilling 1949, 1955, 1956, 1961; Zwilling & Hansborough 1956; Searls and Zwilling 1964; Tschumi 1956, 1957; Hampé 1956; Milaire 1956, 1963, 1965; Abott und Mitarbeiter 1960; Ede and Kelly 1964; Goetnick 1964; Hinrichsen 1956; Mc Alpine 1956; Monis 1965; Mottet 1967; Amprino und Camosso 1956a, b, 1961a, b, 1965; Amprino und Amprino Bonetti 1964; Camosso, Jacobelli e

PAPALETTERA 1960; BELL 1959; BALINSKY 1956; u.a.) noch immer nicht eindeutig beantwortbar.

Obwohl Anurenextremitäten keine so auffällige Leiste aufweisen wie die Extremitäten der Vögel (SAUNDERS 1948) und Säuger (MILAIRE 1956), konnte TSCHUMI (1956, 1957) mittels Dünnschnitten senkrecht zur Marginalvene, welche unmittelbar unter der Epidermisleiste liegt, für die Hinterbeinknospe von Xenopus das Vorhandensein einer Leiste nachweisen. Frühere Untersuchungen von DOBER (1968) an der Vorderbeinknospe liessen jedoch vermuten, dass eine morphologisch vergleichbare Leiste hier kaum vorhanden sein dürfte.

Es war daher angebracht, nochmals gründlich zu prüfen, ob an der Vorder- wie Hinterextremität von Xenopus laevis eine Leiste überhaupt vorhanden ist.

METHODE

Es wurde auf zwei Arten versucht die Leiste nachzuweisen:

1. *Methode der Trockenpräparation:*

Rezept:

Larven verschiedener Entwicklungsstadien in 40%-igem Formol 6-12 Stunden fixiert.
Auswaschen mit Alkohol steigender Konzentration je einige Stunden.
Entwässern mit Methylbenzoat mindestens 24 Stunden

Xylol I	4 Stunden
Xylol II	4 Stunden
Xylol — Terpentin 2:1	4 Stunden
Xylol — Terpentin 1:2	4 Stunden
Terpentin rein	24 Stunden

Die Präparate wurden dann im Wärmeschrank auf Filtrierpapier ausgelegt, um das Terpentin bei ungefähr dreissig Grad Celsius langsam eindunsten zu lassen.

Die Objekte waren nach einigen Tagen trocken und weiss wie Gips, jedoch wiesen sie Schrumpfungen auf, was auf den überdurchschnittlich hohen Wassergehalt der Larven zurückzuführen ist. Indessen wiesen die kompakten Körperteile, wie Extremitäten und Schwanzmuskulatur, keine Schrumpfungen auf, so dass sie für die Untersuchungen geeignet schienen.

Mit den Xenopuslarven wurden gleichzeitig einige Hühnerembryonen als Kontrolle mitpräpariert. Letztere ergaben einwandfreie Trockenpräparate, bei denen die Leiste gut erkennbar war. Unter dem Binokular wurde dann versucht, durch Schattenwurf mittels tangentialer Beleuchtung der Knospenspitze, die Leiste sichtbar zu machen.

2. *Histologische Dünnschnitte*

Für die histologischen Untersuchungen wurden Larven der Stadien 46—52 (nach NIEUWKOOP und FABER) in Bouin fixiert, in Paraplast (Schmelzpunkt 57 Grad C) eingebettet, in 6μ dicke Schnitte zerlegt und mit Azan nach Heidenhain gefärbt.

Für die Untersuchungen war die Lage der Schnittebenen von entscheidener Bedeutung. Es wurden drei verschiedene Schnittebenen gewählt:

a) Querschnitt durch die Knospe.

b) Schnitt senkrecht zur Marginalvene.

c) Schnitt parallel zur Marginalvene.

ERGEBNISSE

1. *Trockenpräparate*

Die Auswertung der Trockenpräparate mittels Schattenwurftechnik ergab eindeutig, dass weder am Hinter- noch am Vorderbein eine Leiste deutlich ausgebildet ist.

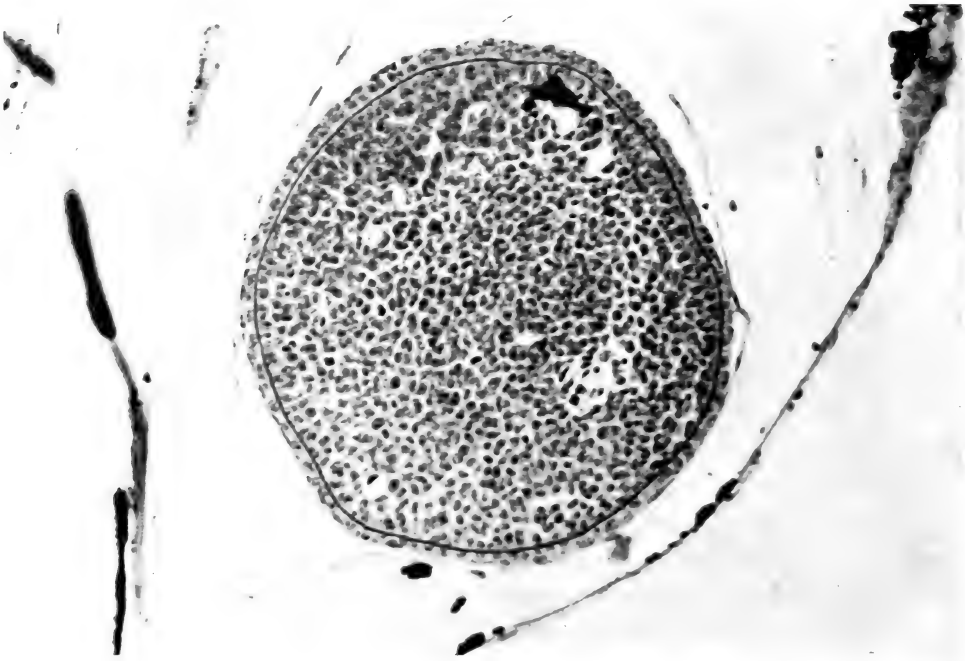


ABB. 1.

Querschnitt durch eine Vorderextremität.
Im Bereich der deutlich sichtbaren Marginalvene ist keine Epidermisleiste erkennbar.
Stadium 49. Vergrösserung: 70-fach.

2. *Dünnschnitte*

Die Untersuchung und Auswertung von ca. 50 lückenlosen Schnittserien in allen drei Schnittebenen für alle Entwicklungsstadien der Xenopus-Hinter- wie auch Vorderextremität ergab keinen einzigen eindeutigen Fall einer ausgebildeten Leiste. Weder die Querschnitte (Abb. 1), noch die Schnittserien senkrecht zur

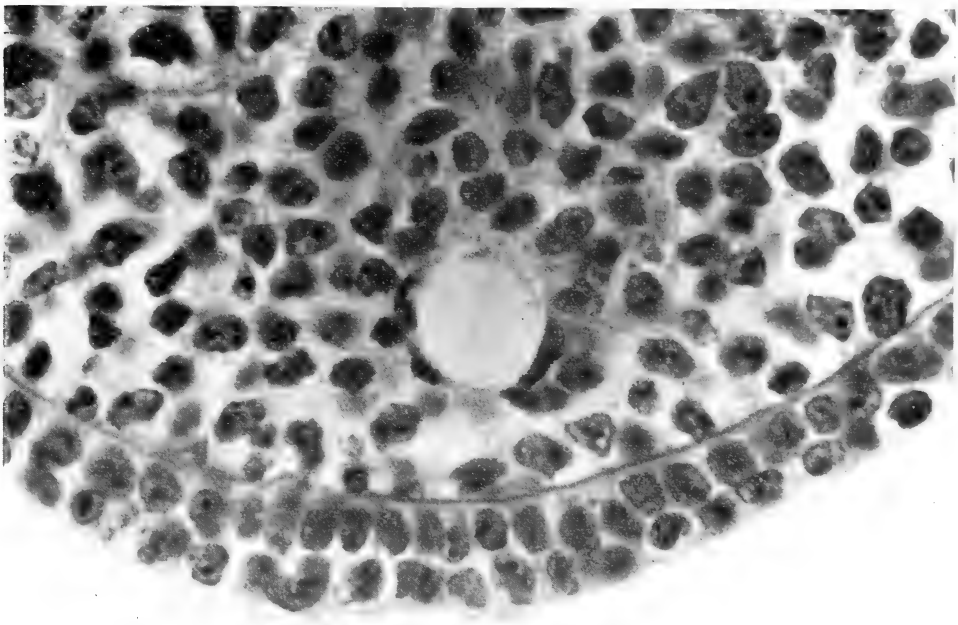


ABB. 2.

Knospenspitze einer Hinterextremität, senkrecht zur Marginalvene geschnitten. Die Epidermis ist zweischichtig, schwach verdickt und der Basalmembran unmittelbar anliegend. Keine pyknotischen Zellen erkennbar.
Stadium 50. Vergrösserung: 750-fach.

Marginalvene (Abb. 2 u. 3) ergaben im Bereich der meist deutlich sichtbaren, dem distalen Rand der Knospe entlangführenden Marginalvene, eine auch nur andeutungsweise vorhandene Epidermisleiste. Bei allen Schnitten war die Epidermis längs der ganzen Knospe stets zweischichtig, wenn auch von unterschiedlicher Struktur. So besteht die Epidermis, vornehmlich bei der Hinterextremität, im distalsten Abschnitt aus zwei mehrheitlich aus kubischen Zellen bestehenden Schichten (Abb. 3). Die Epidermis aus allen proximalen Extremitätenbereichen dagegen besteht aus einem kubischen und einem darüberliegenden plattenförmigen Epithel (Abb. 4).

Von besonderem Bau scheint die Epidermis der Vorderextremitätenspitze zu sein. Im Gegensatz zur Epidermis an der Spitze des Hinterbeins liegen hier die Kerne nicht unmittelbar der Basalmembran an. Es ergibt sich dadurch eine Zone, die optisch mehr oder weniger leer wirkt. Die proximale Epidermis hingegen ist gleich wie jene der Vorderextremität (Abb. 3).

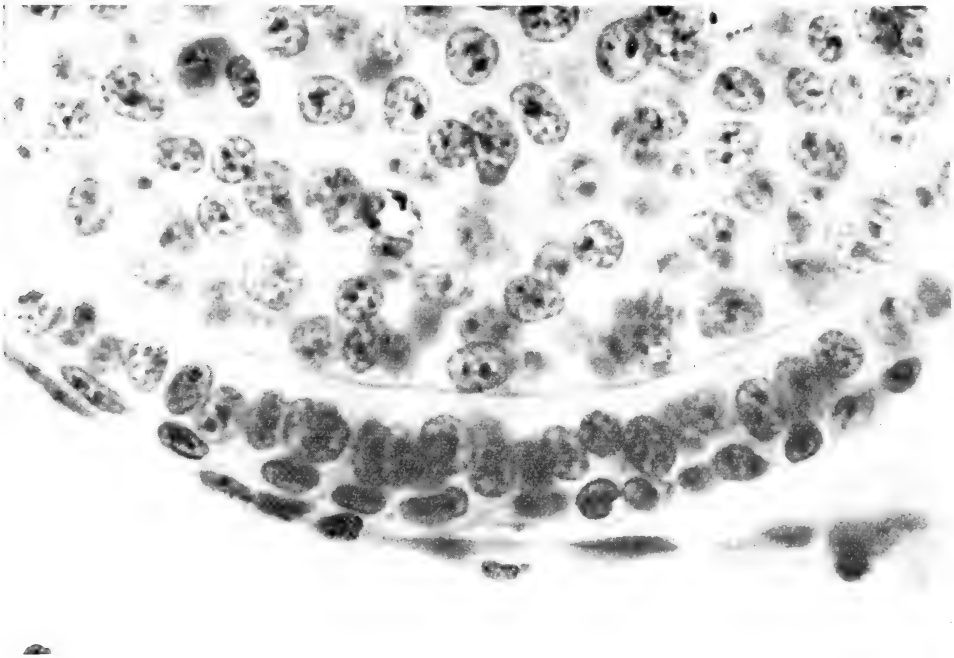


ABB. 3.

Schnitt senkrecht zur Marginalvene einer Vorderextremität. Keine Leiste im Bereich der Marginalvene erkennbar. Auffallend ist, dass die Kerne der Epidermis der Basalmembran nicht unmittelbar anliegen.
Stadium 50. Vergrösserung: 750-fach.

Inwieweit dieser beachtliche Unterschied auf der Tatsache beruht, dass sich die Vorderextremität, im Gegensatz zur Hinterextremität, unter dem Integument entwickelt, kann noch nicht entschieden werden.

Von den ungefähr fünfzig untersuchten Knospen konnte nur an vereinzelten Schnitten durch eine linke Vorderbeinknospe (Stadium 49/50) eine schwach ausgebildete Leiste gefunden werden (Abb. 5). In diesem einzigen Fall ist über der gut sichtbaren Marginalvene die Knospenspitzenepidermis leicht verdickt und auch mehrschichtig. Auffallend sind dabei die nur in diesem Bereich auftretenden pyknotischen Zellen. Die restliche Epidermis scheint über die ganze Knospe hinweg von gleicher Struktur zu sein.

Diskussion

Auf Grund der histologischen Belege lassen sich folgende Schlüsse ziehen:

1. Sowohl an der Vorderbeinknospe wie an der Hinterbeinknospe von Xenopus laevis ist auf keinem Entwicklungsstadium eine morphologisch wohlaus-

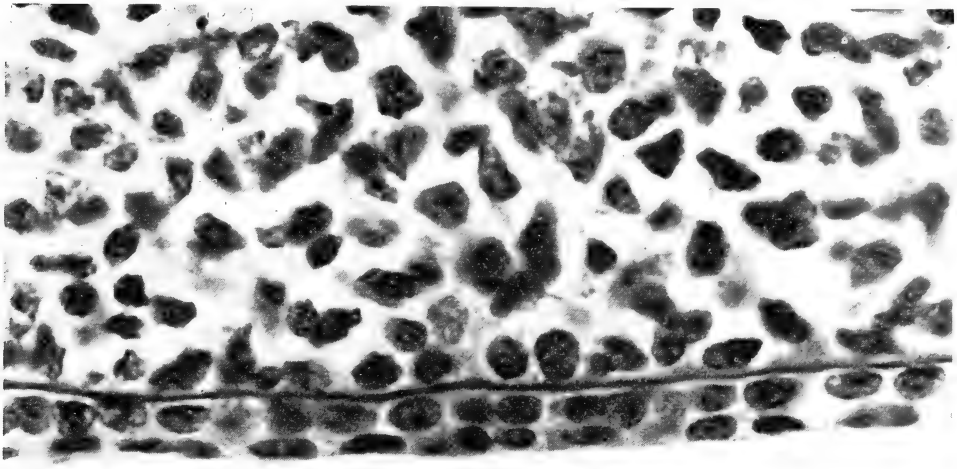


Abb. 4.

Epidermis aus proximalen Extremitätenbreichen ist sowohl an der Vorder- wie Hinterextremität einheitlich gleich aufgebaut. Stadium 50. Vergrösserung: 750-fach.

gebildete Leiste im Sinne Saunders, nachzuweisen. Die zuweilen in späteren Entwicklungsstadien höchstens andeutungsweise vorhandene Leiste ist histologisch nicht mit der Leiste von Hühnchen und Mausembryonen vergleichbar (vergl. mit Moscona and Monroy 1966; p. 264; Balinsky 1965; p. 407; De Haan and Ursprung 1965; p. 284-286).

2. Liegt ausnahmsweise eine leistenähnliche Verdickung am Knospenende vor, so fällt auf, dass sich in ihr stets pyknotische Zellen befinden. Eine solche leistenähnliche Verdickung dürfte daher kaum als wesentliches Element der Organisation der Extremitätenentwicklung und als Bestandteil eines Steuerungssystems bei der Determination der einzelnen Extremitätenab-

schnitte zu betrachten sein (SAUNDERS — ZWILLING — Modell). Viel eher ist eine solche Verdickung als Ergebnis einer Stauung distaler Epidermis, bedingt durch das überschnelle Wachstum der proximalen Epidermisbereiche, zu deuten (TSCHUMI 1957, AMPRINO und CAMOSSO 1958; DOBER 1968). Die pyknotischen Zellen deuten an, dass diese als Leiste erscheinende Stauungszone möglicherweise abgebaut wird.

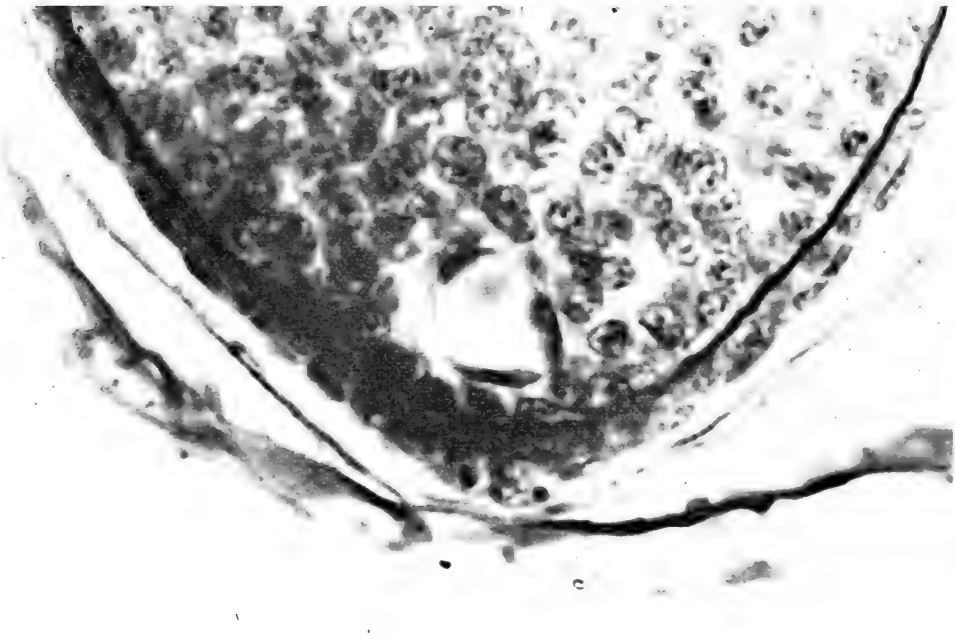


ABB. 5.

Einziger Fall einer andeutungsweise ausgebildeten Leiste.
Auffallend sind die pyknotischen Zellen.
Stadium 49/50. Vergrösserung 500-fach.

3. Keine sichtbare Leiste am Vorder- und Hinterbein bedeutet, dass apikales Wachstum in Abwesenheit einer Saunder'schen Leiste durchaus möglich ist.

ZUSAMMENFASSUNG

Trotz sorgfältigster Präparation (Trockenmethode und histologische Dünnschnitte, insbesondere Querschnitte und Schnitte senkrecht zur Marginalvene) konnte eine Epidermis- oder Randleiste im Sinne Saunders weder an der Vorderextremität noch an der Hinterextremität von Xenopus laevis Daud. nachgewiesen werden. Vielmehr scheint eine selten vorkommende, mässige Zellanhäufung an der

Knospenspitze von älteren Entwicklungsstadien (Stadien 49/50 nach NIEUWKOOP und FABER), die ausserdem von pyknotischen Zellen durchsetzt ist, die Folge einer Epidermisstauung — verursacht durch das intensive proximo-distale Wachstum der Epidermis — zu sein.

Die vorliegenden Beobachtungen zeigen, dass ein apikales Extremitätenwachstum in Abwesenheit einer Extremitätenleiste im Sinne Saunders durchaus möglich ist.

LITERATUR

ABBOTT, U. K., L. W. TAYLOR and H. ABPLANALP, 1960. J. Heredety 51. 195.

AMPRINO, R. 1965. In "*Organogenesis*" (R. L. de Haan and Ursprung eds.) 255-281. Holt, New York.

— and D. AMPRINO BONETTI, 1964. *Effect of the implantation on the development of grafted limb bud mesoderm in chick embryos.* Nature 204: 298.

— e M. CAMOSSO, 1956a. *Ricerche sperimentali sulla morphogenesi degli arti nel pollo.* J. exp. Zool. 129: 453.

— et M. CAMOSSO, 1956b. *Le rôle morphogénétique de la crête ectodermique apicale du bourgeon des membres de l'embryon de poulet.* C. R. Assoc. Anat. Paris, juillet: 197-203.

— et M. CAMOSSO, 1961a. *Greffes hétérotropiques d'ectoderme et mésenchyme marginal de l'ébauche des extrémités. Etude histologique.* C. R. Assoc. Anat. 47: 62-68.

— and M. CAMOSSO, 1961b. *Development of digits from the proximal pre-axial material of the wing and hind limb bud in chick embryos.* Experientia 17: 92-93.

— and M. CAMOSSO, 1965. *Developmental fate of heterotropically grafted proximal preaxial material of the chick embryo limb bud.* Acta. Anat.

BALINSKY, B. I. 1927a. *Xenoplastische Ohrbläschentransplantation zur Frage der Induktion einer Extremitätenanlage.* Roux' Archiv 110: 63-70.

— 1927b. *Ueber experimentelle Induktion der Extremitätenanlage bei Triton mit besonderer Berücksichtigung der Innervation und Symmetrieverhältnisse derselben.* Roux'Archiv 110: 71-88.

— 1929. *Ueber die Mesodermverschiebungen bei der Extremitäteninduktion.* Roux' Archiv 116: 404-632.

— 1931. *Zur Dynamik der Extremitätenknospenbildung.* Roux' Archiv 123: 556-648.

— 1935. *Selbstdifferenzierung des Extremitätenmesoderms im Interplantat.* Zool. Jahrb. Zool. Physiol. 54: 327-348.

— 1956. *A new theory of limb induction.* Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. 42: 781-785.

— 1965. *An introduction to embryology.* W. B. Saunders company. Philadelphia and London.

BELL, E., M. E. KAIGHN, and L. M. FESSENDEN, 1959. *The role of mesodermal and ectodermal components in the development of the chick limb.* Develp. Biol. 1: 101.

— J. W. SAUNDERS and E. ZWILLING, 1959. *Limb development in the absence of ectodermal ridge.* Nature 184: 1736-1737.

BRAUS, H. 1906. *Die Entwicklung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskeletts.* In: HERTWIG: Handb. d. vergl. u. exp. Entw.lehre. Bd. 3, Teil 2: 167-338.

CAMOSSO, M., V. JACOBELLI e N. PAPALETTERA, 1960. *Ricerche descritive e sperimentali sull'organogenesi dell'abbozzo dell' ala dell'embrione di pollo.* Riv. Biol. 52: 323-357.

DE HAAN, R. L. and H. URSPRUNG, 1965. *Organogenesis.* Holt, Rinerhart and Winston, New York, San Francisco, Toronto and London.

DETWILER, S. R. 1933. *On the time of determination of the antero — posterior axis of the forelimb in amblystoma.* J. exp. Zool. 64: 405-414.

DOBER, E. 1968. *Die Wachstumsweise von Vorderbeinknospen von Xenopus laevis Daud.* Rev. Suisse Zool. 75: 523-531.

EDE, D. A. and W. A. KELLY, 1964. *Developmental abdominalitis in the trunk on limbs of talpid 3 mutant of the fowl.* J. Embryol. exp. Morph., vol. 12, part 2: 339-356.

FILATOW, D. 1928. *Ueber die Verpflanzung des Epithels und des Mesenchyms einer vorderen Extremitätenknospe bei Embryonen von Axolotl.* Roux' Archiv. 113: 240-244.

— 1930a. *Die Beeinflussung der Extremitätenanlage von Anuren durch in ihrer Nähe angebrachte Transplantate.* Roux'Archiv 121: 272-287.

— 1930b. *Ueber die Wechselbeziehungen des Epithels und des Mesenchyms einer vorderen Extremitätenknospe bei Axolotl.* Roux'Archiv 121: 288-311.

GOETINCK, P. F. 1964. *Studies on avian limb morphogenesis. II. Experiments with the polydactylous mutant, eudiplopodia.* Develop. Biol. 10: 71-91.

HAMPÉ, A. 1956. *Sur la topographie des ébauches présomptives du membre postérieur du poulet.* Compt. Rend. Acad. Sci. Paris 243: 970-973.

HARRISON, R. G. 1918. *Experiments on the development forelimb of Amblystoma. A self-differentiating equipotential system.* J. exp. Zool. 25: 413-461.

HINRICHSEN, K. 1956. *Die Bedeutung der epithelialen Randleiste für die Extremitätenentwicklung.* Z. Anat. Entw. gesch. 119: 350-364.

MANGOLD, O. 1929. *Das Determinationsproblem, II. Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere in der Entwicklung.* Erg. Biol. 5.

MC ALPINE, R. J. 1956. *Alcaline glycerophosphatase in the early development of the limb buds of the rat embryo.* Anat. Rec. 121: 408.

MILAIRE, J. 1956. *Contribution à l'étude morphologique et cytochimique des bourgeons de membre chez le rat.* Arch Biol. Liège, 67: 297-391.

— 1963. *Etude morphologique et cytochimique du développement des membres chez la souris et chez la taupe.* Arch. Biol. Liège. 74: 128-317.

— 1965. *Etude morphogénétique de trois malformations congénitales de l'autopode chez la souris (syndactylisme — brachipodisme — hémimelie dominante) par des méthodes cytochimiques.* Acad. Roy. Belg. Classe Sci. Mem. Collection in 8.

MONIS, B. 1965. *Aminopeptidase activity in granulation tissue in the scorbutic guinea pig.* Proc. Soc. exp. Biol. and Med. 119: 628-630.

MOSCONA, A. A. and A. MONROY, 1966. *Current topics in developmental biology.* Academic Press. New York, London.

MOTTET, N. K. 1967. *Activity of aminopeptidases (aminonaphthylamidases) during early bud differentiation in the chick embryo.* J. exp. Zool. 165: 297-292.

NIEUWKOOP, P. D. and J. FABER, 1956. *Normal table of Xenopus laevis.* North Holland Comp. Amsterdam.

ROTMANN, E. 1933. *Die Rolle des Ektoderms und Mesoderms bei der Formbildung der Kiemen und Extremitäten von Triton II. Operationen im Gastrula- und Schwanzknospenstadium.* Roux' Archiv 129: 85-119.

SAUNDERS, J. W. 1948. *The proximo — distal sequence of origin of the parts of the chick and the role of the ectoderm.* J. exp. Zool. 108: 363-404.
— CAIRNS, J. M. and GASSELING, M. T. 1955. Nature 175: 673.
— CAIRNS, J. M. and GASSELING, M. T. 1957. *The role of the apical ridge of ectoderm in the differentiation of morphological structure and inductive spesifity of limb parts in the chick.* J. Morph. 101: 57-87.
— CAIRNS, J. M. and GASSELING, M. T. 1959. *The differentiation of prospectiv thigh mesoderm grafted beneath the apical ectodermal ridge of the wing bud in the chick embryo.* Develop. Biol. 1: 281-301.
SEARLS, R. L. and E. ZWILLING, 1964. *Regeneration of the apical ectodermal ridge of the chick embryo limb bud.* Develop. Biol. 9: 38-55.
STEINER, H. 1921. *Hand und Fuss der Amphibien.* Anat. Anz. 53: 513-542.
STEINER, K. 1928. *Entwicklungsmechanische Untersuchungen über die Bedeutung des ektodermalen Epithels der Extremitätenknospe von Amphibienlarven.* Roux' Archiv 113: 1-11.
TSCHUMI, P. A. 1956. *Die Bedeutung der Epidermisleiste für die Entwicklung von Xenopus leavis Daud.* Rev. Suisse Zool. 63: 707-716.
— 1957. *The growth of the hindlimb bud of Xenopus laevis and its dependence upon the epidermis.* J. Anat. 91: 149-173.
ZWILLING, E. 1949. *The role of the relationship in the developmental origin of the " wingless " syndrome of the chick embryos.* J. exp. Zool. 111. 175-188.
— 1955. *Ectoderm — mesoderm relationship in the development of the chick embryo limb bud.* J. exp. Zool. 128: 423-441.
— 1956. *Reciprocal dependence of ectoderm and mesoderm during limb development.* Am. Anat. 90: 257-265.
— 1956a-d. *Interaction between limb bud ectoderm and mesoderm in the chick embryo.* J. exp. Zool. 132: 157-187, 219-253.
— 1961. *Limb morphogenesis.* Acad. Press Inc. New York. Vol. 1: 301-330.
— and L. A. HANSBOROUGH, 1956. *Interaction between limb bud ectoderm and mesoderm in the Chick embryo. III. Experiments with polydactylous limbs.* J. exp. Zool. 132: 219-239.

N° 53. **A. M. Du Bois, R. Martin Du Pan, B. Koechli et A. M. Hyde.** — Effets de l'exercice physique sur la teneur en RNA des motoneurones. (Avec 2 figures)

Institut d'Histologie, Ecole de Médecine, Genève
Centre de Transfusion, Hôpital cantonal, Genève.

On sait, depuis longtemps, que l'activité des neurones peut être appréciée par les variations en nombre et en volume des corpuscules de Nissl, c'est à dire par leur teneur en acide ribonucléïque (RNA) cytoplasmique.

Dans un neurone physiologiquement actif, la quantité de RNA cytoplasmique est nettement plus importante que dans le neurone au repos. Lorsque le phénomène de fatigue intervient (fatigue cérébrale ou motrice), il se traduit au niveau du cytoplasme par une lyse progressive des corpuscules de Nissl qui régénèrent, du reste, après une période de repos. Si la fatigue dépasse un certain seuil, la chromatolyse devient irréversible, le cytoplasme se vacuolise et la cellule est rapidement détruite (bibliographie extensive dans HYDEN 1943, 1960, 1963; KONECKI 1967).

Dans un domaine de recherche plus particulier, les travaux de EINARSON 1949, HORSTMANN 1950, ARCURI et MELONI 1955, DE MATTIA et al. 1955, MARZYCKI et KAWECKI 1955, PELLEGRINI 1955 ont montré que les animaux soumis à un exercice musculaire bien réglé, n'allant pas jusqu'à l'épuisement, sont nettement plus sensibles au virus de la poliomyélite que les sujets non entraînés. Chez la souris blanche, nous avons signalé (MARTIN DU PAN et al. 1963) une accélération marquée de l'évolution de la maladie et une nette augmentation du taux de la mortalité, par rapport aux témoins, chez des animaux astreints à trotter chaque jour pendant 3 heures consécutives, durant toute la période d'incubation.

Le virus de la poliomyélite étant un virus à RNA, on peut se demander si les conditions qui favorisent dans le motoneurone la synthèse du RNA, dans le cas particulier l'exercice musculaire, ne peuvent également stimuler le développement du virus.

Dans ce travail préliminaire, nous nous proposons, d'une part de déterminer pour la souris, la durée précise d'un exercice physique modéré pour obtenir dans les motoneurones la teneur maximale en RNA; d'autre part, d'évaluer avec des méthodes simples les variations quantitatives du RNA cytoplasmique.

1. Matériel et Technique

Des souris ♂ de 20 g (race Agnes Blum BH2) courent dans un tambour tournant à la vitesse de 1 km/h. Toutes les précautions techniques ont été prises pour que les animaux courent effectivement pendant 2 ou 4 heures consécutives. La prolongation de l'exercice au-delà de 4 heures provoque rapidement une augmentation du taux de la mortalité par épuisement.

Pour éviter toute variation de la teneur en RNA des motoneurones, inhérente au rythme nyctéméral, les animaux ont toujours été placés dans le tambour d'exercice à 8 h. et sacrifiés, ainsi que les témoins, à 10 h., midi, éventuellement 14 h. et 16 h. Quelques pointages: témoins sacrifiés en fin de journée et dans la nuit, souris exercées de 4-8 h. du matin, à un moment où normalement les animaux sont très actifs, n'ont cependant pas montré de variations significatives du taux du RNA en fonction de ce rythme.

Les souris sont sacrifiées au sortir du tambour d'exercice, la région de la moelle épinière correspondant au plexus brachial est immédiatement prélevée et

fixée au liquide de Carnoy, pour l'étude cytologique, ou traitée pour le dosage chimique du RNA.

2. Etude cytologique

Nous avons examiné les moelles épinières, au niveau du plexus brachial, de: 20 souris témoins non exercées; 10 souris exercées pendant 2 heures; 16 souris exercées pendant 4 heures; 2 souris ayant survécu à 8 h. d'exercice.

Après fixation au liquide de Carnoy, les coupes de moelle épinière (7 μ) ont été colorées par le vert de méthyle-pyronine (technique de Brachet). Les lames provenant d'une même série expérimentale, animaux exercés et témoins, ont toujours été colorées simultanément pour éviter toute différence d'intensité de coloration relevant de causes purement techniques. Dans ces conditions, l'intensité de la coloration rouge par la pyronine des corpuscules de Nissl traduit fidèlement les variations de la teneur en RNA cytoplasmique des motoneurones. Ces variations entre souris témoins, exercées 2 heures et 4 heures, sont facilement appréciables, à un faible grossissement déjà.

Les divers types de motoneurones des cornes antérieures reconnaissables à leur taille et à leur forme, se différencient également par la densité et le volume des corpuscules de Nissl contenus dans leur cytoplasme. Pour éviter toute appréciation subjective, nous avons établi l'échelle de comparaison suivante: nous n'avons pris en considération qu'un seul type de neurone, les plus volumineux situés au voisinage immédiat de l'apex des cornes antérieures. Nous avons photographié des séries de ces motoneurones en choisissant systématiquement dans les coupes, la cellule la plus volumineuse et la plus colorée et dont le plan de coupe passe au voisinage immédiat du niveau équatorial du noyau. Les résultats exposés plus loin résultent de la comparaison des séries photographiques soit:

Témoins: 34 cellules photographiées
Exercées 2 hs: 25 „ „
Exercées 4 hs: 25 cellules photographiées
Exercées 8 hs: 20 „ „

Chez les souris témoins (fig. 1, 1-3), le RNA cytoplasmique finement granuleux forme de petits agrégats, éparpillés dans le corps cellulaire et les dendrites.

Chez les souris exercées pendant 2 heures (fig. 1, 4-6), on constate une augmentation massive du RNA: le cytoplasme est bourré de gros blocs irréguliers de matériel pyronine + qui, superposés dans la coupe, donnent une coloration rouge foncé, presque uniforme parfois (fig. 1, 4).

Après 4 heures d'exercice (fig. 1, 7-9), la quantité de RNA cytoplasmique a fortement diminué bien que, dans la plupart des cas, elle soit encore nettement supérieure à celle des témoins. Le matériel pyronine + est toujours concentré dans

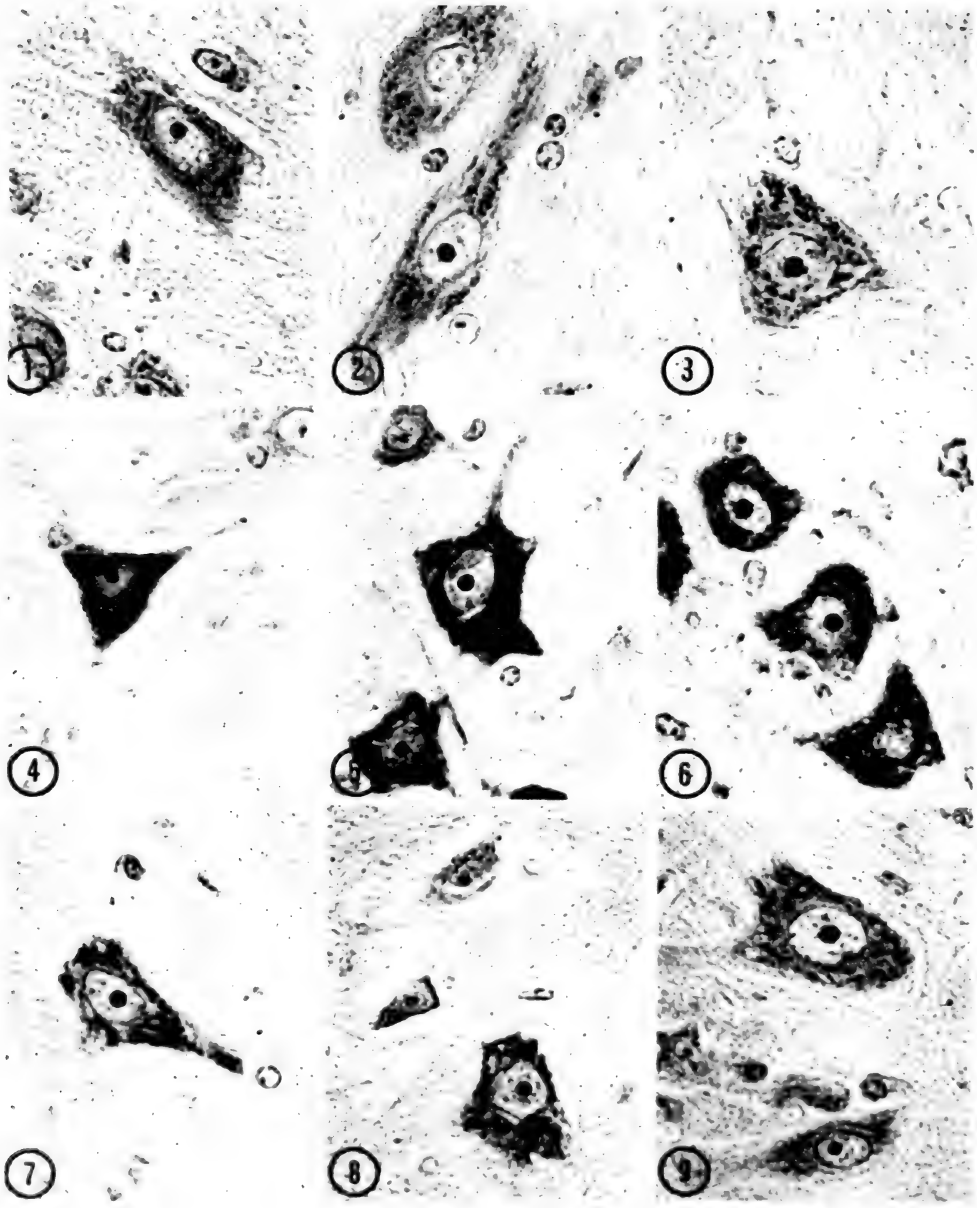


FIG. 1.

RNA cytoplasmique (corpuscules de Nissl) dans les motoneurones de souris. 1 à 3: témoins, non exercés. 4 à 6: après 2 heures d'exercice continu. 7 à 9: après 4 heures d'exercice continu.

des blocs volumineux et irréguliers; le nucléole ne paraît pas subir d'altération. Cette image morphologique est souvent très différente de celle observée chez les témoins (fig. 1, 1-3).

Enfin, dans les cas de fatigue extrême, souris exercées pendant 8 heures, on constate un début de lyse des neurones, caractérisée par l'apparition de vacuoles cytoplasmiques, effacement de la membrane nucléaire. Le RNA altéré se colore mal; dans certaines cellules, on trouve encore quelques gros blocs pyronine +, dans d'autres il ne reste que des plages granuleuses mal définies. Des fluctuations analogues de la teneur en RNA, s'observent aussi dans d'autres types de neurones des cornes antérieures mais les cellules étant plus petites, les variations sont plus difficiles à apprécier.

Dans les conditions expérimentales, précisées plus haut, un exercice modéré et continu provoque, dans les deux premières heures, une synthèse rapide et une accumulation importante du RNA cytoplasmique dans les motoneurones de la souris.

Si l'exercice se prolonge au-delà de 2 heures — le phénomène de fatigue musculaire, aggravé vraisemblablement par le manque d'eau et de nourriture, se traduit par une diminution progressive de la réserve en RNA cytoplasmique — il semble que sous l'effet de la fatigue, les processus de synthèse du RNA soient rapidement inhibés. De plus, les blocs grossiers de matériel pyronine +, accumulés pendant les 2 premières heures d'exercice ne se désagrègent pas en matériel finement granuleux comparable à celui des cellules des animaux témoins. Ils disparaissent progressivement, comme si des altérations chimiques leur faisaient perdre leur affinité pour la pyronine.

3. Dosage chimique du rna

Les méthodes couramment utilisées pour le dosage du RNA (Davidson et Waymouth, 1944; Schmidt et Tannhauser, 1945; Schneider, 1945; Ogur et Rosen, 1950 et leurs nombreuses modifications) sont toutes basées sur le même principe: évaluation quantitative de ribose total extrait d'un poids déterminé de tissu frais.

Nous avons utilisé celle de Davidson et Waymouth: après élimination des lipides et des protides, le ribose extrait de la moelle est mis en évidence par le réactif à l'Orcinol de Mejbaum (1939). La teneur en ribose est déterminée au spectrophotomètre; elle est exprimée en % par rapport à celle des témoins et par mg de tissu frais.

Les dosages ont été effectués soit sur des moelles isolées, soit sur des pools de 5 ou de 10 moelles, prélevées sur des souris non exercées (= témoins), ou soumises à un exercice continu de 2, 4 ou 6 h.

Résultats

Pour chacun des temps d'exercice continu, nous avons obtenu des valeurs très comparables du taux de RNA par rapport à celui des témoins. Le fait ressort clairement du graphique (fig. 2) et de la table ci dessous.

Variation du taux de RNA en % par rapport à celui des témoins

exercice	1 souris	pool 5 souris	pool 10 souris	moyenne
2 h.	+ 21,2	+ 19,8	+ 24,5	+ 21,8
4 h.	— 11,5	— 18,5	— 14,2	— 14,7
6 h.	— 30,6	—	—	—

a) après 2 heures d'exercice continu, le taux de RNA augmente de 21,8% en moyenne par rapport à celui des témoins

b) après 4 heures d'exercice continu, on constate une chute marquée du taux de RNA qui est en moyenne de 14,7% inférieur à celui des témoins

c) chez une seule souris ayant résisté à 6 heures d'exercice continu, le taux de RNA est de 30,6% inférieur à celui du témoin

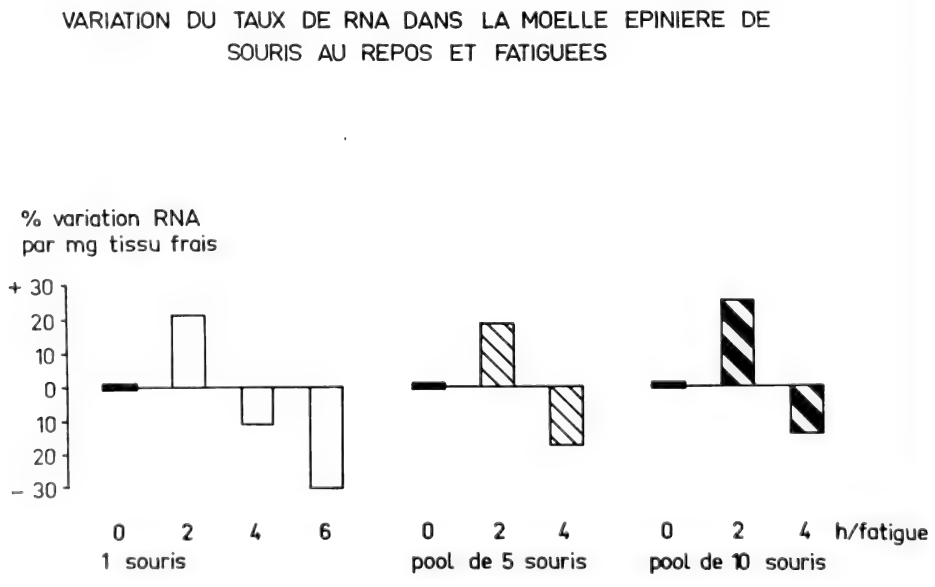


FIG. 2.

Variations du taux de RNA après 2 h., 4 h., 6h. d'exercice continu par rapport au taux des témoins arbitrairement fixé à 0.

Il est évident que la méthode d'extraction chimique utilisée donne le ribose total contenu dans toutes les cellules de la moelle épinière brachiale: motoneurones de types divers, neurones des cornes postérieures, cellules névrogliques, vasculaires, conjonctives etc. L'observation cytologique montre que seuls les motoneurones présentent des variations de leur teneur en RNA cytoplasmique, sous l'effet de l'exercice modéré et de la fatigue. Les variations quantitatives du ribose, obtenues par extraction chimique, traduisent donc les variations de la teneur en RNA des corpuscules de Nissl des motoneurones. Dans les conditions expérimentales que nous avons choisies, il n'est pas possible de fixer avec précision le moment où le taux de RNA est optimal. Nous ne savons pas si après 2 heures d'exercice cet optimum n'est pas encore atteint ou si il est déjà dépassé et si le phénomène de fatigue intervenant, la chute du RNA est déjà amorcée. Cette chute est considérable puisqu'elle atteint 36,5% en moyenne en 2 heures (souris exercées 4 heures) et 67,2% en 4 heures (1 souris exercée pendant 6 heures).

4. Discussion

Chez tous les animaux soumis à un exercice modéré (2 h.) les deux techniques mettent en évidence un fort accroissement de la teneur en RNA: augmentation du nombre et du volume des corpuscules de Nissl dans les gros motoneurones, élévation du taux de RNA par mg de tissu nerveux frais. Cette relation entre l'effort physique et sa répercussion sur les processus enzymatiques déterminant la synthèse rapide du RNA dans les motoneurones demeure, pour le moment, inexpliquée.

Nos observations concordent avec celles d'Einarson (1947) qui a montré chez le lapin, par la coloration à la gallocyanine-chromalun, que la chromophilie correspond à l'activité cellulaire et la chromophobie à son épuisement consécutif à un exercice intense; Hyden et collaborateurs (1958, 1960, 1963) ont également démontré, en dosant le RNA dans les neurones, que dans la cellule activée le taux de RNA augmente ainsi que celui des protéines.

Lorsqu'intervient le phénomène de fatigue (4 h. d'exercice), les résultats diffèrent quantitativement selon la technique utilisée. L'extraction chimique du RNA donne un taux moyen de 14,7% inférieur à celui des témoins; cytologiquement la proportion de la substance pyronine +, nettement inférieure à celle des neurones après 2 h. d'exercice est cependant encore supérieure à celle des témoins. Cette divergence s'explique vraisemblablement par le fait que nous avons toujours choisi (comme indiqué plus haut) les gros motoneurones les plus riches en RNA, alors que sur la même préparation, d'autres types de neurones, dont nous n'avons pas tenu compte, étaient déjà très appauvris en corpuscules de Nissl. L'extraction totale du RNA de toutes les cellules du fragment de moelle doit nécessairement donner des variations du taux de RNA beaucoup plus accusées.

De plus, le fait que chez les animaux fatigués, les gros corpuscules de Nissl encore existants perdent progressivement leur affinité pour la pyronine, sans se désagréger, semble indiquer que le RNA est chimiquement modifié et qu'il ne peut, peut-être, plus être extrait par la technique utilisée. Cette diminution de la chromatophilie, allant jusqu'à la chromophobie complète, par la fatigue et l'épuisement, a été signalée par EINARSON (1949) KULENKAMPF (1952) et HOCHBERG (1955).

Les résultats obtenus par KONECKI (1967) sur des souris ayant été contraintes à nager pendant 50 minutes, exercice violent amenant les animaux à la limite de leur résistance physique, sont assez différents; chez les animaux sacrifiés immédiatement en fin d'exercice, ou 1 h. plus tard, la teneur en RNA des motoneurones de la patte postérieure est nettement inférieure à celle des témoins. Cette diminution du RNA s'accentue encore chez les individus sacrifiés après 3 et 6 heures, et le minimum est atteint chez les individus sacrifiés après 12 heures; après 24 heures la teneur est de nouveau comparable à celle des témoins.

Il semble donc qu'un exercice physique intense mais court provoque le déclenchement précoce de la chromolyse et retarde les processus de régénération des corpuscules de Nissl, c'est à dire la synthèse du RNA.

En conclusion, un exercice physique dont l'intensité et la durée sont bien adaptés à l'animal, provoque dans les motoneurones une synthèse active et rapide de RNA cytoplasmique, et par voie de conséquence un métabolisme protidique extrêmement intense.

Lorsque le seuil d'intensité ou de durée de l'exercice est dépassé, l'apparition des processus de chromatolyse implique soit un arrêt momentané de la synthèse du RNA, soit une altération irréversible de ce processus.

BIBLIOGRAPHIE

ARCURI, F. e G. A. MELONI, 1955. *Influenza della fatica sul decorso della poliomielite sperimentale nel topino.* Igiene Moderna, 48, 43-56.

DAVIDSON, J. N. and C. WAYMOUTH, 1944. *Tissue nucleic acids.* Biochem. J., 38, 379-385.

DE MATTIA, R., G. C. ANGELA et F. DI NOLA, 1955. *Considération sur la fatigue comme facteur d'aggravation dans la poliomyélite.* III Symposium Assoc. Europ. contre la poliomyélite, Zürich, 3, 187-189.

EINARSON, L. 1949. *On internal structure of motor cells of anterior horns and its changes in poliomyelitis.* Acta Orthop. Scand., 19, 27-54.

HOCHBERG, I. 1955. *Preliminary studies on the effect of exhaustion on the anterior horn cells of the rabbit.* Acta Path. & Microb. Scand., 36, 391-414.

HORSTMANN, D. M. 1950. *Acute poliomyelitis relation of physical activity at time of onset to course of disease.* J. A. M. A., 142, 236-241.

HYDEN, H. 1943. *Protein metabolism in the nerv cell during growth and function.* Acta physiol. Scandin. 6, supp. 17, 1-136.

— 1960. *The Neuron.* In *The Cell*, vol. 4 p. 215-300 ed. J. Brachet and A. E. Mirsky, Academic Press, New York.

HYDEN, H. 1963. *Biochemical and functional interplay between neuron and glia.* Recent advances. Biol. Psychiat., 6, 31-54.

— S. LOVTRUP and A. PIGON, 1958. *Cytochrome oxidase and succinoxidase activities in spinal ganglion cells and in glial capsule cells.* J. Neurochem., 2, 304-311.

— and A. PIGON, 1960. *A cytophysiological study of the functional relationship between oligodendroglia cells and nerve cells of Deiter's nucleus.* J. Neurochem., 6, 57-72.

— and P. LANGE, 1961. *Differences in the metabolism of oligodendroglia and nerve cells in the vestibular area.* Proc. IV internat. neurochem. Symposium, Varese 1960. Pergamon Press, 190-199.

KONECKI, J. 1967. *Histochemical changes in motor neurones of the mouse spinal cord as affected by compulsory motor activity.* Folia Histochem. et Cytochemica (Krakow) 5, 79-112.

KULENKAMPFF, H. 1952. *Das Verhalten der Neuroglia in den Vorderhörnern des Rückenmarks der weissen Maus unter dem Reiz physiologischer Tätigkeit.* Ztschr. Anat., 116, 304-312.

MARTIN DU PAN, R., B. KOECHLI et R. COLMAN, 1963. *Etude de l'effet de la fatigue sélective sur la poliomyélite.* IX Symposium Assoc. Europ. contre la poliomyélite, Stockholm, 9, 439-446.

MARZYCKI, J. and Z. KAWECKI, 1955. *Influence of work on the course of experimental infection with poliomyelitis of the Lansing type.* Bull. Inst. Mar. Trop. Med. Gdansk, 6, 230-232.

MEJBAUM, W. 1939. *Über die Bestimmung kleiner Pentosemengen.* Z. Physiol. Chem., 258, 117-120.

OGUR, M. and G. ROSEN, 1950. *The nucleic acids of plant tissue. The extraction and estimation of desoxypentose nucleic acid and pentose nucleic acid.* Arch. of Biochem., 25, 262-276.

PELLEGRINI, U. 1955. *Influenza della fatica sull'infezione sperimentale del topino da virus poliomielitico.* Igiene Moderna, 42, 762-774.

SCHMIDT, G. and S. J. THANNHAUSER, 1945. *A method for the determination of DNA, RNA and phosphoproteins in animal tissues.* J. Biol. Chem., 161, 83-89.

SCHNEIDER, W. C. 1945. *Extraction and estimation of desoxypentose nucleic acid and pentose nucleic acid.* J. Biol. Chem. 161, 293-303.

N° 54. **Hans Mislin,** Mainz. — Erregungsleitung und Erregungsausbreitung in der Vena portae der weissen Maus *(Mus musculus f.alba)*. (Mit einer Tabelle und 4 Textabbildungen)

Bekanntlich ist die intramurale Erregungsleitung in Blutgefässen, z. B. Arterien diverser Säuger, erheblich langsamer als in Arbeitsmuskeln des Herzens (300-500 mm/s) oder in Schrittmachergeweben (3000-5000 mm/s). Während M. MONNIER (1944)[1] an ausgeschnittenen Rinderarterien auffallend niedrige

Werte für Erregungsgeschwindigkeiten (0,7-3,3 mm/s) gemessen hatte, fanden wir bei aktiv-pulsierenden Flughautvenen der Chiroptera, Erregungsgeschwindigkeiten zwischen 14 und 70 mm/s [2] und bei Portalvenen der Maus Werte bis zu 94,9 mm/s. Für diese beiden autonomen Venen sind ausgesprochene Herzeigenschaften typisch. Wir nennen: Autonome Fähigkeiten der Gefäßkoordination und Synchronisation, ubiquitäre Erregungsbildung mit Spontanrhythmik. Auch von der Strukturseite sind für diese Hilfsherzen cardiale zytologische Verhältnisse zu erwähnen: Mitochondrienreichtum in den längsverlaufenden Muskelfasern der Adventitia und adrenerge Innervation der Gefäßwand (Portalvene der Ratte) [3]. Bekanntlich erfolgt die Fortpflanzung der Erregung von Punkt zu Punkt einer erregten Muskelfaser und verläuft bei der intramuralen Erregungsleitung in beiden Richtungen. Ob sie vorallem durch die kontraktilen Muskelelemente, oder auch durch nervöse Strukturen erfolgt, bleibt meist eine offene Frage.

Methodik

Zur Ermittlung der Erregungsausbreitung wurden an der isolierten Vena portae [4] vier Pt-Aspirationselektroden zur Ableitung des Aktionsstroms verwendet. Diese befanden sich jeweils beidseitig des Gefäßes. Es wurde darauf geachtet, daß die Elektroden in ihrer Lage in bestimmter Beziehung zu einander standen (vergleiche hierzu Tabelle 1). Als Regel ergab sich, daß die Erregungsausbreitung zwischen zwei Ansaugstellen gleich blieb, wenn die Ableitelektroden bei unveränderter Lage belassen wurden.

Beim Vergleich mit vier Ableitelektroden (jeweils zwei in der Lage vergleichbare Elektrodenpaare) waren meistens sowohl Erregungsgeschwindigkeit wie auch Erregungsrichtung verschieden. Solche Erregungsverhältnisse, die im Verlaufe eines Versuches für ein Gefäß typisch waren, änderten dann bei einem andern Gefäß, wobei sowohl Erregungsleitungsgeschwindigkeit, wie auch Erregungsrichtung verschieden, d. h. entgegen gerichtet sein können.

Versuchsergebnisse bei drei Ableitpositionen

1. Elektroden-Position:

Je zwei proximal und distal am Gefäß sich gegenüber liegende Elektroden bei maximalem Abstand von einander (3,4 mm). Versuchsreihe A: bei unveränderter Lage der Elektroden, Versuchsreihe B: bei Schrittweiser Annäherung des proximalen bzw. distalen Elektrodenpaares, bis zu einem Abstand von 0,2 mm. Zur Ermittlung der Erregungsleitungsrichtungen wurden die elektrischen Aktivitäten sowohl in der Längsrichtung als auch in der Querrichtung der Portalvene, bei je zwei Ableitstellen registriert.

Erregungsausbreitung in der Vena portae (Mus musculus): Lage der Ableitungselektroden und Erregungsrichtungen (Schema)

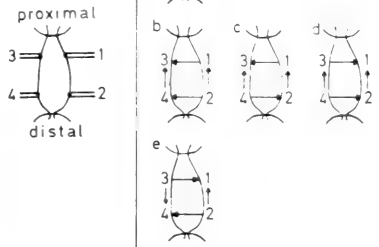
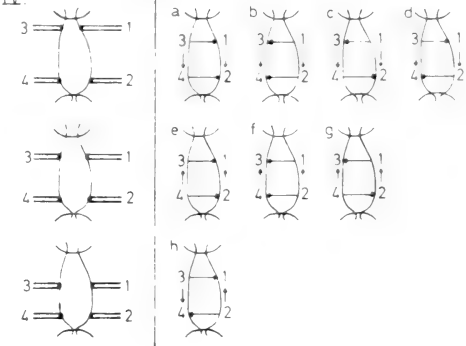
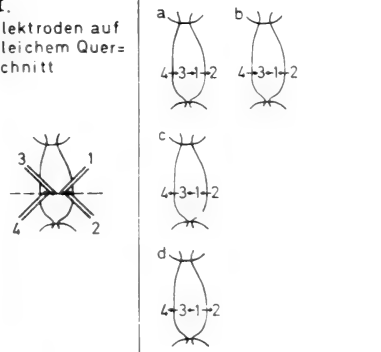
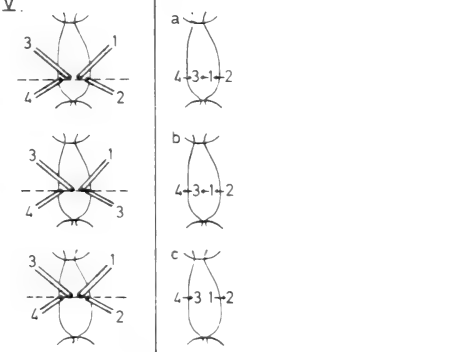
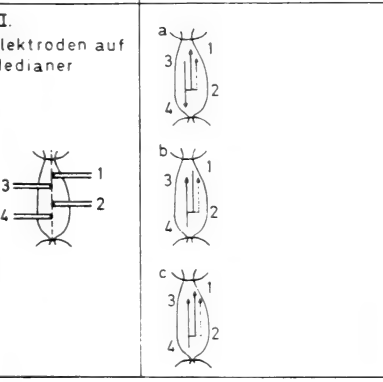
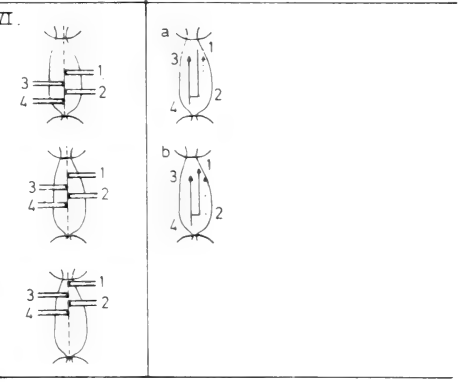
Elektrodenlage	Unveränderte Elektrodenlage	Elektrodenlage	Veränderte Elektrodenlage
I. Je zwei Elektroden gegenüber		IV.	
II. Elektroden auf gleichem Querschnitt		V.	
III. Elektroden auf Medianer		VI.	

TABELLE 1.

1 bis 4 Aspirationselektroden
a bis g Einzelfälle für gefundene Erregungsrichtungen
proximal: Einbindungsstelle der Kanüle
distal: Abbindungsstelle der Portalvene
Pfeile: Erregungsrichtungen = bedeutet Gleichzeitigkeit des Aktionsstromes

Versuchsreihe A: Wir finden beidseitige Erregungsrichtung proximal-distal und distal-proximal. Die Erregungsgeschwindigkeit ist auch beidseitig verschieden. Die ermittelten Erregungsrichtungen gelten ebenso für die Gefäß-Längsachse, wie für die Gefäß-Querachse. Weiter ergibt sich eine konstante Erregungsleitungsgeschwindigkeit zwischen je zwei Ableitstellen, bei gegebener Leitungsge-

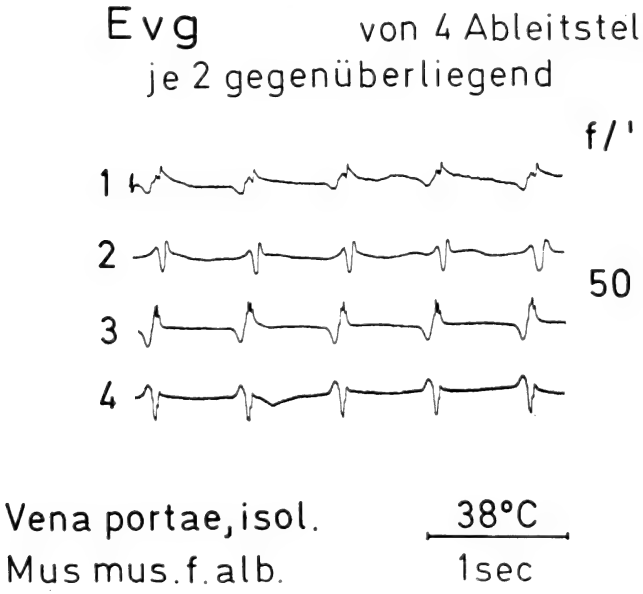


Abb. 1.

Elektrodenabstand: 1 bis 3, bzw. 2 bis 4 = 1,97 mm
Erreguntsablauf: 1 → 2 → 3 → 4
Elektrodenlage: proximal 1 gegenüber 3
distal 2 gegenüber 4

schwindigkeit. Mehrmals fanden wir gleichzeitige elektrische Aktivität an zwei entsprechenden Ansaugstellen (Abb. 1).

Versuchsreihe B: Nach Änderung der Position zweier sich gegenüber liegenden Elektroden kann es zu einer Änderung der Erregungsrichtung in beiden Gefäßachsen kommen (Abb. 2).

2. Elektroden-Position:

Alle Ableitelektroden liegen auf der Gefäß-Querachse. Der maximale Abstand der mittleren Elektroden beträgt 0,78 mm.

Versuchsreihe A: (unveränderte Elektrodenlage).

Es wurden die elektrischen Aktivitäten zwischen der äusseren und inneren Elektrode ein und derselben Gefäß-Seite und der beiden innen liegenden Elektroden

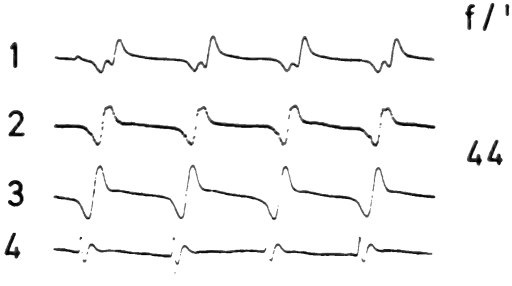
Elektrovenogramm mit beobachteter Erregungsrichtung

a) bei unveränderter Elektrodenlage
(Elektrodenabstand zw. 1 u. 2 bzw. 3 u. 4 = 1,57 mm)

Vena portae, isol.
Mus mus. f. alb.

38°C
1 sec

b) nach Änderung der Elektrodenlage v. 3 u. 4
(Elektrodenabstand zw. 1 u. 2 bzw. 3 u. 4 = 1,28 mm)



Vena portae, isol.
Mus mus. f. alb.

38°C
1 sec

ABB. 2A

Elektrodenabstand: 1 bis 2, bzw. 3 bis 4 = 1,57 mm
Erregungsablauf: 1 → 2 → 4 → 3

ABB. 2B.

Elektrodenabstand: 1 bis 2, bzw. 3 bis 4 = 1,28 mm
Erregungsablauf: 1 → 2 → 3 → 4

miteinander verglichen. Es ergibt sich hinsichtlich der Erregungsausbreitung in der Gefäß-Querachse.

Übereinstimmung mit den Verhältnissen die wir bei der Elektroden-Position 1a gefunden haben (Abb. 3).

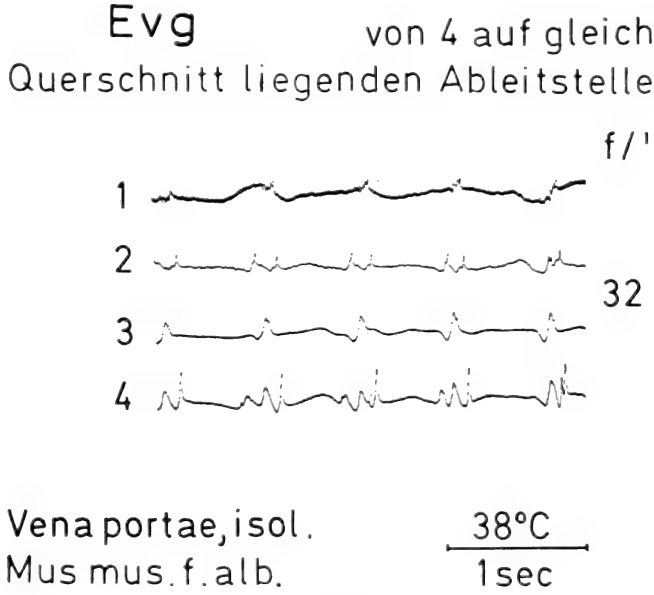


Abb. 3.

Elektrodenabstand: 1 bis 3 = 0,78 mm
Erregungsablauf: 4 → 2 → 1 → 3
Elektrodenlage von
links nach rechts: 4,3,1,2
Elektrodenabstand: 1 bis 4 = 1,5 mm
1 bis 3 = 0,47 mm
3 bis 2 = 0,32 mm

Versuchsreihe B: (veränderte Elektrodenlage).

Auch hier wird Übereinstimmung mit den Verhältnissen der Erregungsausbreitung bei der Elektroden-Position 1b festgestellt.

3. Elektroden-Position:

Alle Ableitelektroden liegen jetzt auf der Mittellinie der Gefäß-Längsachse. Der Abstand zwischen zwei Elektroden beträgt maximal 0,7 mm.

Versuchsreihe A: (unveränderte Elektrodenlage).

Es werden bei dieser Position die elektrischen Aktivitäten der zwei rechts bzw. der zwei links liegenden Elektroden, wie auch der beiden Mittleren miteinander

verglichen. Letztere Elektroden sind in der Tabelle als gestrichelte Pfeile eingetragen. Das Ergebnis stimmt auch hier mit dem Befund bei Elektroden-Position 1a (Gefäß-Längsachse) überein (Abb. 4).

Versuchsreihe B: (veränderte Elektrodenlage).

Es wird Übereinstimmung mit dem Ergebnis bei Elektroden-Position 1b (Gefäß-Längsachse) gefunden.

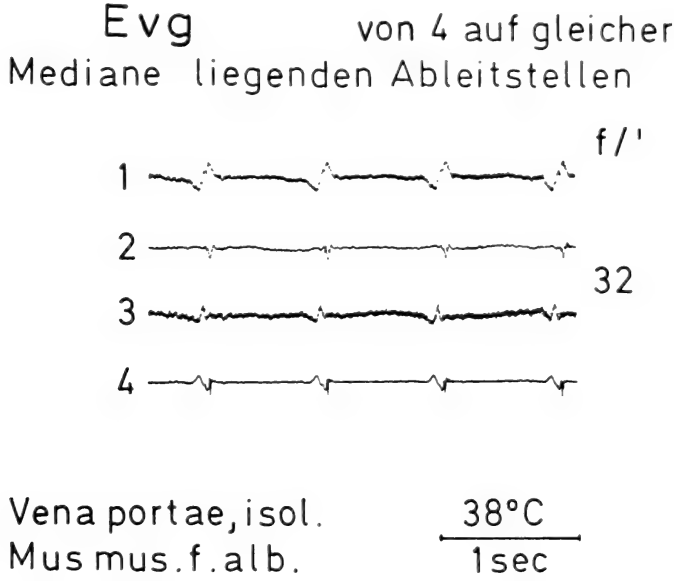


Abb. 4.

Erregungsablauf: 1 = 2 → 4 → 3
Elektrodenlage: Proximal 1
distal 4
dazwischen 2 u. 3

Besprechung der Versuchsergebnisse

Die Befunde an der Portalvene der Maus bringen eine weitgehende Übereinstimmung mit unsern früheren Untersuchungen über die intramurale Erregungsleitung in der Flughautvene und der Frosch-Hohlvene [2]. Die Erregungswelle durchläuft das Gefäß in wechselnder Richtung und zu verschiedenen Zeiten. Regelmäßige und sehr häufige Verschiebungen der Orte der Erregungsbildung sind charakteristisch. Von einem Erregungsfocus aus läuft die Erregungswelle nach verschiedenen Seiten, so daß es möglich ist an zwei in bestimmten Abstand angesaugten Elektroden gleichzeitig übereinstimmende Potentiale abzuleiten. Dies erschwert die Analyse der Erregungsausbreitung natürlich beträchtlich. Wir haben

schon an anderer Stelle [2] darauf hingewiesen, daß eine retrograde Erregungswelle auf das Aktivwerden von unabhängigen Erregungsfoci die gegenläufige periodische Impulse aussenden können, zurückzuführen ist. Im Hinblick auf die auffallenden Unterschiede in den von uns gemessenen intramuralen Erregungsleitungsgeschwindigkeiten bei der Portalvene (1,2 mm/s, 3,9 mm/s, 7,3 mm/s, 10,5 mm/s, 21,6 mm/s, 29,5 mm/s, 42,3 mm/s, 66,1 mm/s, 84,3 mm/s, 94,8 mm/s) scheint es geboten, mit Mikroelektroden (Innenelektroden) das komplexe Erregungsgeschehen dieser Hilfsherzen weiter zu untersuchen. Die hier nachgewiesene vielseitige Erregungsausbreitung in der Wand der Portalvene läßt erkennen, daß dieser Gefäßtypus der Sinus-Organisation relativ nahe steht [5]. Auf eine strukturell-funktionelle Situation sei noch hingewiesen. Es liegt nahe anzunehmen, die Fortpflanzung der Erregung erfolge von Punkt zu Punkt der längsverlaufenden Adventitia-Muskelfasern, aber auch über die zirkulär verlaufenden Media-Fasern mit ihren häufigen Unterbrechungen. Diese strukturellen Unterschiede könnten eventuell eine Rolle spielen bei der Erregungsausbreitung über das Gefäß und das komplizierte Bild der Erregungsausbreitung verständlicher machen. Die Analyse wird mit anderer Methodik fortgesetzt.

Meiner technischen Assistentin und Mitarbeiterin Frau R. Bach habe ich für die experimentelle Durchführung der Arbeit bestens zu danken.

LITERATUR

MONNIER, M. 1944. *Erregungsleitung in der Arterienwand.* Helv. physiol. Acta *2*, 279.

MISLIN, H. 1969. *Vergleichend angiologische Untersuchungen der intramuralen Erregungsleitung in aktivpulsierenden Blutgefäss-Präparaten.* Verhandl. d. Deutsch. Zool. Ges. Heidelberg 1969 P. 105-111.

VOTH, D., R. SCHIPP, M. AGSTEN. 1969. *Das Verhalten eines spontan aktiven glatten Gefässmuskels in vitro unter dem Einfluss verschiedener Kationen und Pharmaka.* Verhandl. Deutsch. Pharmakol. Ges. Tagung Mainz. März 1969.

MISLIN, H. 1963. *Zur Funktionsanalyse des Hilfsherzens (Vena portae) der weissen Maus (Mus musculus f. alba).* Revue Suisse de Zoologie 70, 2 (Nr. 23).

— 1968. *Der Einfluss der Atemgase auf die Tätigkeit der islolierten, autorhythmischen Vena portae der weissen Maus (Mus musculus f. alba).* Revue Suisse de Zoologie, 75, 608-618.

N° 55. **V. Schmid** und **P. Tardent.** — Zur Gametogenese von *Podocoryne carnea* M. Sars. (Mit 2 Textabbildungen und 2 Tabellen)

Zool. Institut, Universität Zürich

1. Einleitung

Das Untersuchungsobjekt *Podocoryne carnea* M. Sars gehört zu den kolonialen Hydrozoen der Familie Hydractiniidae. Der Entwicklungszyklus umfasst eine vegetativ sich vermehrende, auf Schneckengehäusen festsitzende Polypengeneration, und eine frei schwimmende geschlechtlich sich fortpflanzende Medusengeneration. Die letztere geht durch Knospung aus der Polypengeneration hervor, wobei diese Blastogenese je nach Art durch verschiedene Umweltfaktoren induziert werden kann (Hauenschild, 1954; Günzl, 1959, 1964; Braverman, 1962a). Die Medusengeneration unterscheidet sich von der Polypengeneration durch eine wesentlich weiter fortgeschrittene strukturelle Organisation und zelluläre Differenzierung. Hand in Hand mit dieser Entwicklung ist eine Einschränkung der morphogenetischen Plastizität zu beobachten. Das Soma der Polypengeneration kann im Gegensatz zu demjenigen der Meduse als unsterblich bezeichnet werden, wie dies Brien (1953) für Vertreter der Gattung *Hydra* postuliert hatte. Frey (1968) hat aber zeigen können, dass diese Aussage nicht unter allen Bedingungen Gültigkeit besitzt, denn Reaggregate von Medusenzellen können wieder in den vegetativen Zustand zurückgeführt werden. Der Autor konnte, von derartigen Aggregaten ausgehend, die Bildung von Stolonen beobachten. Es ist deshalb anzunehmen, dass es in der Meduse Zellen resp. Zellverbände gibt, welche die Fähigkeit zur Metaplasie haben, wobei diese Eigenschaft aber bei unversehrten Tieren aus noch unbekannten Gründen nicht zum Ausdruck kommen kann. Es stellt sich die Frage, ob und allenfalls wo ein stabilisierendes System vorhanden ist, das in der intakten Meduse die morphogenetischen Potenzen der Zellen einschränkt.

In dieser Arbeit wird über einige Befunde berichtet, welche im Zusammenhang mit dieser Frage die Gametogenese und die mit der Medusenentwicklung verbundenen Alterungsprozesse betreffen.

2. Material und Methode

Material: Die für die Untersuchung verwendeten Tiere stammen ursprünglich aus der Bucht von Neapel, wo sie in einer Tiefe von 5-6 Metern gedretscht worden waren. An unserem Institut werden die Kolonien teils auf Objektträgern, teils auf den von Einsiedlerkrebsen befreiten Schneckenschalen der Arten *Nassa mutabilis*

und *Cerithium vulgatum* bei 18°C in Vollglasaquarien weitergezüchtet. Als Zuchtwasser dient künstliches Meerwasser (Frey, 1968). Wichtig für das Wohlbefinden der Kolonien ist eine gute Belüftung der Zuchtgefässe, sowie eine reichliche tägliche Fütterung mit *Artemia salina*, wobei die in den Aquarien vorhandene Mikrofauna für einen raschen Abbau der nicht verwerteten Futtertiere sorgt. Intakte Medusen und Reaggregate derselben wurden in Halbrundschalen mit ca. 20 cm^3 Meerwasser bei 18°C gehalten. Das Zuchtwasser wurde alle 2-3 Tage, oder nach jeder Fütterung gewechselt.

Methode: Für jeden Dissoziationsversuch wurden von ein und demselben Klon ca. 300 frei schwimmende frische Medusen isoliert und durch wiederholtes Wasserwechseln gereinigt. In einem ½ cm^3 fassenden Röhrchen wurden die Tiere mit Hilfe einer Pipette (Durchmesser 1½ mm) mechanisch dissoziiert. Das so gewonnene Material setzt sich aus Einzelzellen und unterschiedlich grossen Zellverbänden zusammen. Um grössere Zellklumpen von Einzelzellen zu trennen, wurde die Suspension durch ein Nylongewebe filtriert. Die im Filtrat aufgefangenen Einzelzellen wurden anschliessend 3 Minuten bei 4000 rpm zentrifugiert. Das Sediment wurde sodann sorgfältig herauspipettiert, wobei es im hängenden Tropfen in einer Feuchtkammer während 4 Stunden Gelegenheit hatte, weiter zu aggregieren. Die gebildeten Aggregate wurden dann in eine Halbrundschale umgesetzt, die Streptomyzin (0,1 mg/ml Zuchtwasser) enthielt.

Das für die histologische Untersuchung bestimmte Material wurde ohne Narkose in Carnoy fixiert und in Paraplast eingebettet. Die Färbung der 4 μ dicken Schnitte erfolgte mit Hämalaun-Eosin (Romeis, 1948 § 659).

3. Der Alterungsprozess der Meduse

Die Medusen von *Podocoryne carnea* sind fähig, aktiv im freien Wasser zu schwimmen und mit Hilfe ihrer Tentakel Futterorganismen einzufangen. Einige Tage, die Zeit ist Klon-spezifisch, nachdem sich die Medusen vom Gonozoid abgelöst haben, treten in der Medusenstruktur die ersten Degenerationserscheinungen auf, die sich u.a. darin äussern, dass die Meduse ihre Schwimmfähigkeit verliert und auf den Grund des Gefässes sinkt. Dieser Degenerationsprozess beginnt meist mit dem Schrumpfen der Umbrella, wobei es für den weiteren Verlauf des Alterungsprozesses entscheidend ist, ob das Manubrium (Magenstiel) in diesem Stadium ausserhalb oder innerhalb der Velumöffnung liegt (Fig. 2a). Ist das Manubrium von der schrumpfenden Umbrella eingeschlossen, so zerfällt die ganze Meduse nach ein bis zwei Tagen. Ragt der Magenstiel aber über die Umbrella hinaus, wird vom Zerfallsprozess nur diese erfasst, wobei die Tentakel in das Kanalsystem resorbiert werden. Im weiteren Verlauf verschwinden schliesslich die am Manubrium haftenden restlichen Medusengewebe vollständig. Es ist anzunehmen, dass das Zellmaterial der Glocke und deren Strukturen wenigstens

teilweise vom Manubrium resorbiert und weiterverwertet werden. Dafür spricht ein intensiver Materialtransport, der in den noch vorhandenen Radiärkanälen in Richtung Manubrium beobachtet werden kann. Dieses wird vom Zerfallsprozess nicht erfasst. Es ist sogar in der Lage, sich mit den von TARDENT und BALMER (unveröffentlicht) beobachteten Flagellen über Grund fortzubewegen und Nahrung aufzunehmen. Mit Hilfe der an den Lippen des Manubriums vorhandenen Nesselbatterien können Futtertiere festgehalten und ins Manubrium aufgenommen werden. In diesem Zustand verharrt das Manubrium bis zu 2 Wochen, um dann ebenfalls zu zerfallen (Fig. 2b). Während dieser Abbauvorgänge läuft die Gametogenese weiter, wobei in jedem Stadium des Zerfalls Eier resp. Spermien abgegeben werden können. Eine wiederholte Fütterung der Manubrien führt zu einer Intensivierung der Gametogenese, aber irgend eine andere morphogenetische Leistung konnte von den Manubrien degenerierender Medusen nicht erbracht werden.

TABELLE 1.

Durchschnittliche Lebensdauer gefütterter und ungefütterter Medusen. g = Medusen haben einmal gefressen, ng = nicht gefütterte Medusen, a = Dauer der pelagischen Phase, b = Dauer der benthischen Phase.

Klonalter in Tagen (nach Eintreffen aus Neapel)	Periode a in Tagen		Periode b in Tagen		Total n = 16	
	g	ng	g	ng	g	ng
3	6,4	7,6	3,25		9,65	
5	5	5	4,75	1,85	9,75	6,85
8	4	4	2,5	1,9	6,5	5,9
10	4,4	4,4	4,25	2,8	8,65	7,2
14	2,4	3,2	5,2	1,5	7,6	4,7

Um feststellen zu können, welchen Einfluss eine einmalige Fütterung auf die zweite, benthische Lebensphase der Meduse hat, wurden an verschiedenen Tagen aus dem gleichen Klon je 8 gefütterte und 8 nicht gefütterte Medusen isoliert und beobachtet. Dieser Versuch zeigt (Tab. 1), dass die benthische Lebensphase der Meduse durch Fütterung merklich verlängert wird. Dieser Sachverhalt kommt auch im Alterstotal zum Ausdruck. Es scheint zudem, dass sowohl bei den gefütterten als auch bei den nicht gefütterten Medusen mit zunehmendem Klonalter die Zeitdauer der Schwimmform abnimmt, während die Zahlen der im Benthos lebenden Medusenform keinen Einfluss des Klonalters erkennen lassen.

Die Unabhängigkeit des Manubriums und damit der Gametogenese von den übrigen Medusenbereichen wurde in einem Isolationsexperiment geprüft. Zu diesem Zweck wurde das Manubrium von nicht gefütterten Medusen mittels einer feinen Pipette auf einer Hartgummiunterlage ausgestochen. Sowohl das isolierte Manubrium als auch der restliche Medusenteil wurden auf ihr Verhalten hin untersucht, wobei die Kontrolle eine gleiche Anzahl nicht gefütterter unversehrter Medusen umfasste, welche derselben Kolonie wie die verletzten Tiere entstammten. Bereits 24 Stunden nach der Isolation konnte bei allen Medusenteilen eine vollständige Verheilung der Wunde festgestellt werden. In Tabelle 2 sind die aus diesem Versuch erhaltenen Resultate dargestellt. Sie zeigt, dass das Manubrium sich gegenüber den restlichen Medusenstrukturen weitgehend unabhängig verhält, und isoliert selbst die Lebensdauer der Kontroll-Tiere gesichert übertrifft (siehe Diskussion).

TABELLE 2.

Lebenserwartung von ungefütterten isolierten Manubrien und von Medusen ohne Manubrium.

Ansatz	Durchschnittsalter in Tagen, n = 20	Sicherung des Unterschieds mit t-Test
Kontrolle	10,4	t = 5,88 p « 0,001
isolierte Manubrien	12,8	
Medusen ohne Manubrium	5,9	.....

4. DIE GAMETOGENESE NACH DISSOZIATION UND REAGGREGATION VON MEDUSEN

Im Zusammenhang mit der Beobachtung über die weitgehende Autotomie des Manubriums stellt sich die Frage in welchem Umfang die Gametogenese an die Integrität der Meduse resp. des Manubriums gebunden ist. Zu diesem Zweck wurden Medusen in der beschriebenen Weise dissoziiert und reaggregiert. Nach Zentrifugation ist die Reaggregation schon teilweise abgeschlossen, sodass im hängenden Tropfen nur noch wenige Einzelzellen erscheinen. Einige Stunden später haben sich kugelförmige Aggregate gebildet in deren Inneren sich Zellbruchstücke und Einzelzellen finden, welche am Aggregationsprozess nicht teilgenommen haben. In einer zweiten Phase beginnen sich die beiden Schichten, Ekto- und Entoderm, zu scheiden. Dieser Segregationsprozess findet etwa nach 2 Tagen mit der Ausbildung einer polypenähnlichen Mesoglöa seinen Abschluss. Die Geschlechtsprodukte ordnen sich vorzugsweise im ektodermalen Bereich ein. Wie FREY (1968) zeigte, und wie wir bestätigen konnten, sind diese Aggregate fähig, Stolonen zu bilden.

Häufig hingegen finden sich bewegliche tentakelähnliche Auswüchse, die mit fortschreitendem Aggregatsalter wieder resorbiert werden. Bei allen histologisch untersuchten Aggregaten konnte festgestellt werden, dass die Gametogenese bis zum Zerfall des Aggregats weiterläuft (Fig. 2c).

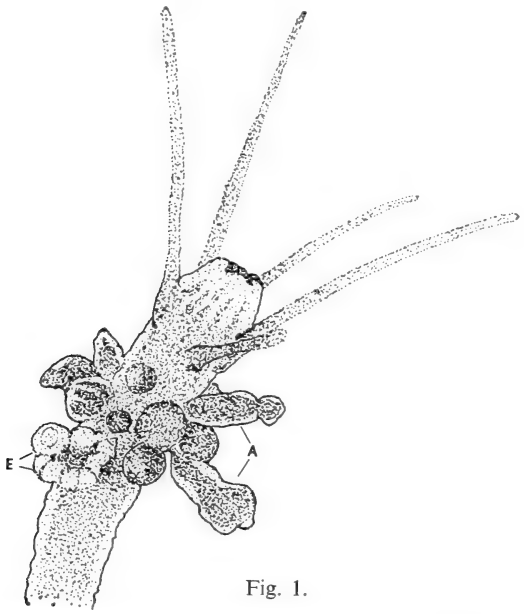


Fig. 1.

Teil eines Gonozoids mit anormalen Medusenknospen (A). (E = reifende Eizellen)

5. Die Gametogenese und Medusenanormogenese

Die im vorhergehenden Kapitel wiedergegebenen Beobachtungen zeigen, dass die Gametogenese bei *Podocoryne carnea* nicht an die Integrität der Medusenstruktur gebunden ist. Dieser Befund konnte an Hand der folgenden Beobachtung bestätigt werden. Bei einem bestimmten weiblichen Klon konnte nach mehrtägigem Aufenthalt desselben in nicht belüftetem Zuchtwasser die Bildung von anormalen Medusenknospen induziert werden (Fig. 1). Im histologischen Bild zeigt sich, dass die Zellen des Glockenkerns entweder normal in die Knospe einwandern, dann aber zusammen mit den Geschlechtszellen zerfallen, oder aber diese wandern nach aussen (Fig. 2d), wobei im Auswuchs reifende Geschlechtszellen festgestellt werden können (Fig. 2e, f). Werden solche anormalen Knospen mit einer Mikroschere sorgfältig vom Blastostyl getrennt, so lässt sich eine fortschreitende Reifung der Eier bis zu deren Entlassung ins Wasser beobachten.

Aus diesen Resultaten wird deutlich, dass zur Reifung der Geschlechtsprodukte in keiner Entwicklungsphase irgend eine Medusenstruktur notwendig ist.

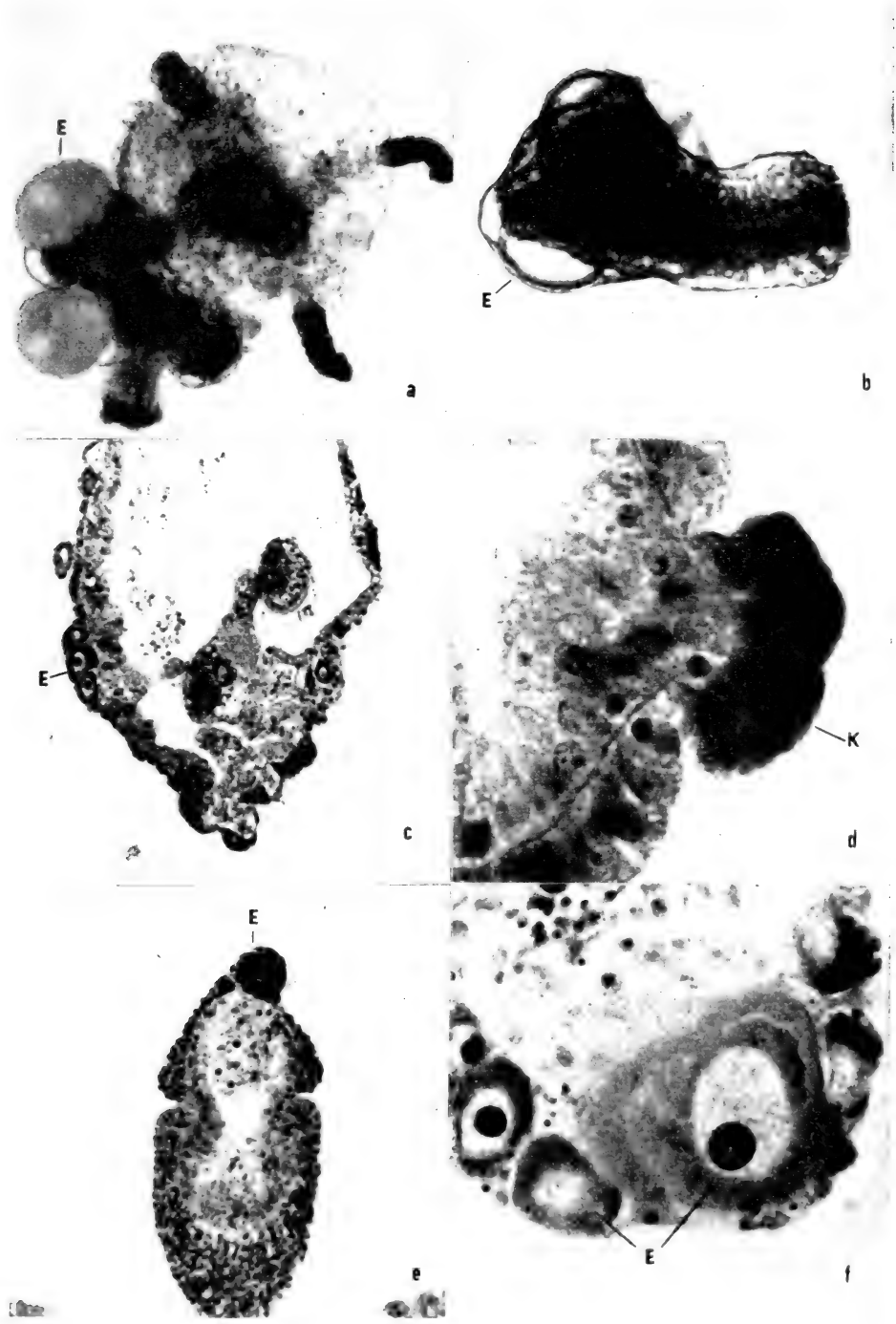


Fig. 2a-f.

a. Meduse im Uebergang zur benthischen Lebensphase. Das Manubrium mit reifen Eizellen ist durch das Velum ausgetreten. Tentakel und Umbrella degenerieren (105x).
b. Manubrium mit reifenden Eizellen (300x).
c. Ausschnitt aus einem Aggregat mit reifenden Eizellen (160x).
d. Längsschnitt durch eine anormale Medusenknospe. Die intensiv gefärbten Zellen des Glockenkerns wandern nach aussen (760x).
e. und f. Längsschnitte durch anormale Medusenknospen mit reifenden Eizellen (260x und 960x). E = reifende Eizellen, K = Zellen des Glockenkerns).

6. Diskussion

Ueber die Lebenserwartung und das Schicksal der Medusen unter natürlichen Bedingungen liegen bis heute keine genauen Angaben vor. Die in Laboruntersuchungen erhaltenen Befunde zu diesem Problem erlauben indessen die Feststellung, dass es für die Medusen die Möglichkeit von 2 verschiedenen Lebensabschnitten gibt. Im ersten ist die Meduse pelagisch und frei schwimmend, während sie im zweiten Abschnitt nach Resorption der Glocke auf Grund absinkt. Das den Abbauprozess der Glocke unversehrt überlebende Manubrium ist fähig, sich mit Hilfe von Flagellen fortzubewegen und Nahrung zu erwerben. Die aufgenommene Nahrung und die durch den Abbauvorgang der übrigen Medusenstrukturen ins Manubrium gelangten Nährstoffe fördern die Gametogenese. Irgend eine andere morphogenetische Leistung des Manubriums konnte nie beobachtet werden. Die Abgabe der Gameten ins Wasser erfolgt im Laboratorium meist in der benthischen Lebensphase, sodass diese, vorausgesetzt dass der Vorgang einem natürlichem Verhalten entspricht, biologisch bedeutsam wird. Eine mögliche Erklärung ergibt sich bei der Annahme, dass sich die Wahrscheinlichkeit einer Befruchtung der Eizellen erhöht, wenn die im Benthos von der Meeresströmung preferenziell an bestimmten Orten abgelagerten Medusen eine grössere Populationsdichte erreichen als im freien Wasser.

Die Integrität der Medusenstruktur ist für den Ablauf der Gametogenese nicht ausschlaggebend, wie dies aus den Resultaten der Dissoziationsversuche hervor geht. Offenbar haben die Keimzellen die Fähigkeit, zu ihrer Reifung verschiedene Zelltypen heranzuziehen, wodurch möglicherweise die morphogenetischen Fähigkeiten und die Möglichkeit der Metaplasie eingeschränkt werden. Unter der Annahme, dass die Gametogenese Teil eines postulierten Medusen-stabilisierenden Systems ist, lässt sich damit auch die selten eintretende Stolonenbildung bei Aggregaten erklären. Im Sinne dieser Hypothese würden die in die Epidermis eingelagerten Gameten jede Neudifferenzierung zurück zur Polypengeneration verhindern, und es kann nur dann zur Stolonenbildung kommen, wenn durch Zufall keine Geschlechtszellen in die Aggregate eingebaut werden.

Wie die Befunde aus den Beobachtungen der anormalen Medusenentwicklung zeigen, ist ein und dieselbe Kolonie befähigt, Gameten sowohl am Gonozoid als auch in der frei beweglichen Medusenform zu bilden. Diese Feststellung ist deshalb von Interesse, weil bei nah verwandten Arten wie *Hydractinia echinata* die Medusengeneration normalerweise auf festsitzende Medusoide beschränkt ist. Es scheint also, dass derartige Reaktionen der Medusengeneration unter gewissen Bedingungen auch bei Arten vorkommen können, deren Entwicklungszyklus normalerweise eine Generation freischwimmender Medusen aufweist.

Die beschriebenen Alterungsprozesse und die anderen erwähnten Befunde unterstreichen das Primat der Gametogenese bei der Meduse von *Podocoryne*

carnea. Dieser Sachverhalt ist in Uebereinstimmung mit den von BRIEN (1966) bei *Hydra fusca* gemachten Beobachtungen, wo die Gametogenese bis zur Erschöpfung der Reserven an Interstitialzellen und damit des ganzen Tieres ablaufen kann.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Im natürlichen Alterungsprozess reifen am Manubrium der Medusen von *Podocoryne carnea* die Gameten auch nach Rückbildung der übrigen Medusenstrukturen heran.

2. Auch in Aggregaten von dissoziiertem und reaggregiertem Medusenmaterial läuft die Gametogenese weiter.

3. Bei einem bestimmten Klon konnte durch verminderte Belüftung des Zuchtbeckens die Bildung von anormalen Medusenknospen induziert werden. Obwohl diese keine funktionellen Medusenstrukturen aufweisen, reifen am distalen Ende der Knospe Eizellen.

LITERATURVERZEICHNIS

BRAVERMAN, M. H. 1962a. *Podocoryne carnea, a reliable differentiating system.* Science 135, 310-311.

BRIEN, P. 1953. *La pérennité somatique.* Biol. Rev. 28, 308-349.

— 1966. *Biologie de la reproduction animale, blastogenèse — gamétogenèse — sexualisation.* Masson et C^{ie}, Paris.

FREY, J. 1968. *Die Entwicklungsleistungen der Medusenknospen und Medusen von Podocoryne carnea M. Sars nach Isolation und Dissoziation.* Roux' Archiv 160, 428-464.

GÜNZL, H. 1959. *Zur Physiologie der Medusenbildung bei Eirene viridula.* Naturwissenschaften 46, 337.

— 1964. *Untersuchungen über die Auslösung der Medusenknospung bei Hydroidpolypen.* Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. 81, 491-528.

HAUENSCHILD, C. 1954. *Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen über Intersexualität und Gewebeverträglichkeit bei Hydractinia echinata.* Roux' Archiv 147, 1-41.

ROMEIS, B. 1948. *Mikroskopische Technik*, 15 Aufl. München: Oldenburg.

N° 56. **Peter Vogel.** — Beobachtungen zum intraspezifischen Verhalten der Hausspitzmaus *(Crocidura russula* Hermann, 1870).

(Mit einer Textabbildung)

Zoologische Anstalt der Universität Basel, Rheinsprung 9, 4051 Basel.

Problemstellung

Die Vorstellung vom Sozialverhalten der Spitzmäuse wird im allgemeinen von den Vertretern der bestuntersuchten Gattungen *Sorex* und *Neomys* abgeleitet. Darum lautet das generalisierende Urteil von Brehm bis Grzimek recht ähnlich. „Es gibt wenig andere Tiere, die so ungesellig sind und sich gegen ihresgleichen so abscheulich benehmen wie eben die Spitzmäuse; bloss der Maulwurf dürfte ihnen hierin noch gleichkommen.", ist bei Brehm (1912) zu lesen, und in Grzimeks Tierleben schreibt Herter (1967): „Wie viele Insektenesser sind auch die Spitzmäuse in der Regel unverträglich. Die meisten leben einzeln; heftig bekämpfen sie jeden Artgenossen, der in ihren Wohnbezirk eindringt." Gegenseitige Verträglichkeiten werden im gleichen Werk zwar als Ausnahmen angeführt, sie sind jedoch nur durch Zufallsbeobachtungen bekannt und kaum hinreichend belegt.

Berichte über die Unverträglichkeit hingegen sind zahllos, sie betreffen vor allem die häufigste Gattung *Sorex*, die grosse Gebiete von Europa, Asien und Nordamerika bewohnt und in nahezu 100 verschiedenen Formen taxonomisch beschrieben worden ist. Ich erwähne deshalb nur die ausführliche Arbeit von Crowcroft (1955). Er beschrieb das Sozialverhalten von gekäfigten Wald-, Zwerg- und Wasserspitzmäusen (*Sorex araneus*, *Sorex minutus* und *Neomys fodiens*). In grossen Käfigen konnte er gut zwei oder mehrere Spitzmäuse zusammenhalten, Kontakte wurden jedoch nach Möglichkeit vermieden oder nach kurzem Kampf räumte das eine Tier das Feld. Eine speziellere Beobachtung von Crowcroft sei hier noch erwähnt, die das Verhalten des Männchens zum Wurf zeigt: Ein Waldspitzmausmännchen wurde erst im Postpartumoestrus vom Weibchen nicht mehr abgewehrt. Nach der Paarung schlüpfte das Männchen jedoch ins Nest und tötete 5 der 7 Jungen durch Bisse.

Dieses „asoziale" Verhalten gilt offensichtlich für viele Spitzmausarten. Darum sind die beschriebenen Ausnahmen umso erstaunlicher. Herter (1957) bezeichnete seine Feldspitzmäuse (*Crocidura leucodon)* als sehr verträglich und schon Vasarhelyi (1929) liess das Männchen seiner Gartenspitzmäuse *(Crocidura suaveolens)* bei den Jungen. Bei Buttler (1953) lebten mehrere Hausspitzmäuse *(Crocidura russula)* im gleichen Nest, allerdings ohne sich fortzupflanzen, und

DRYDEN (1968) beliess die Jungen von *Suncus murinus* bis zur Geschlechtsreife im Wurfkäfig, auch wenn das Weibchen bereits einen neuen Wurf säugte. Die ausführlichsten Berichte betreffen die Art *Cryptotis parva*, eine amerikanische Rotzahnspitzmaus. BROADBROOKS (1952) fing ein Männchen dieser Art unmittelbar neben dem Nest, welches einige Tage alte Junge enthielt, und CONAWAY (1958) hielt in Gefangenschaft mehrere Tiere zusammen, die im gleichen Nest schliefen. In einem Käfig lebten 3 Weibchen und 1 Männchen mit einem Wurf von Jungen. Bei Störungen halfen alle Tiere mit, die Jungen in Sicherheit zu bringen. MCCARLEY (1959) schliesslich fand in einem Winternest 31 Tiere der gleichen Art beieinander. In seinem Taschenbuch wagt MARTIN (1910) auf Grund seiner Erfahrungen mit Hausspitzmäusen eine eindeutige Interpretation: „Cette espèce est certainement monogame, car on trouve presque toujours ensemble le mâle et la femelle." Diese Aussage wurde meines Wissens nur von einem Autor (HAINARD, 1948) übernommen, der sie begreiflicherweise mit einem Fragezeichen kommentierte.

Die zitierten Beobachtungen zeigen, dass gewisse Spitzmausarten offenbar über längere Zeit in Gemeinschaft leben können und nicht nur zur kurzen Zeit der Begattung verträglich sind. Während die Arbeit von CROWCROFT den eindrücklichen Einblick ins Einzelgängertum der Gattung *Sorex* und *Neomys* vermittelt, das ich auch an sämtlichen bei mir gehaltenen Wald- und Wasserspitzmäusen bestätigt fand, reichen die in der Literatur bekannten Beobachtungen jedoch nicht aus, um die sozialen Verhältnisse der verträglicheren Arten zu klären. Es stellt sich die Frage, ob nicht einerseits die Käfighaltung, andererseits die jahreszeitlich abhängige, geschlechtliche Inaktivität für die festgestellten Verträglichkeiten verantwortlich sein könnten.

Während einer Untersuchung zur Fortpflanzungsbiologie und Ontogenese einheimischer Spitzmausarten war es möglich, an den 1965 bis 1968 gehaltenen 350 Hausspitzmäusen einige Beobachtungen zum intraspezifischen Verhalten zu sammeln, die das Problem zwar nicht lösen, jedoch zu weiteren Untersuchungen anregen mögen.

EIGENE BEOBACHTUNGEN UND EXPERIMENTE

a) *Feststellungen zum Verhalten adulter Tiere untereinander*

Methode: Wie bereits erwähnt, stellte BUTTLER (1953) fest, dass die Hausspitzmäuse recht verträglich sind. Um für die Zucht optimale Bedingungen zu schaffen, hielt ich die Tiere paarweise. Blieb der Zuchterfolg aus, wurden nach 2–3 Monaten die Partner ausgewechselt. Ueberzählige Tiere eines Geschlechtes führten vorübergehend zu andern Kombinationen in der Tierhaltung.

Beobachtungen :

1. Frisch zusammengesetzte Partner schlossen sich nach anfänglichen Streitigkeiten, die sich nach durchschnittlich einer halben Stunde legten, zusammen und hausten immer im gleichen Nest. Das Kampfverhalten der Hausspitzmaus während der ersten Begegnung ist mit demjenigen der Feldspitzmaus vergleichbar, das bereits von WAHLSTRÖM (1929) beschrieben worden ist. Auffällig dabei ist das laute Kreischen der kämpfenden Tiere. Seltsamerweise kann diese erste Begegnung auch ohne sichtbares feindliches Verhalten und ohne hörbare Lautäusserungen verlaufen. Aggressives Verhalten wird nach der Angewöhnungszeit nur bei Futterneid beobachtet. Streitigkeiten während der Paarung, Tragzeit oder Laktationsperiode konnten nie festgestellt werden.

2. Wurden zwei gleichgeschlechtliche Tiere zusammengesetzt, konnten diese nach einer Angewöhnungszeit ebenfalls ohne Schwierigkeiten zusammengehalten werden. Der Eindruck, dass die anfänglichen Streitigkeiten etwas länger dauern, könnte auch vom Vorurteil des Beobachters herrühren.

3. Im Maximum wurden 3 Tiere zusammengehalten. Bei gleichzeitigem Einsetzen in einen neuen Käfig erfolgten nach der üblichen Angewöhnungszeit keine sichtbaren Störungen, unabhängig vom Geschlechterverhältnis der anwesenden Tiere. Während drei beobachteten Paarungen im selben Käfig verhielt sich jeweils ein Männchen (ob immer das gleiche ?) passiv im Nest.

4. Ganz selten wurde ein überzähliges Männchen zu einem bereits etablierten Paar eingesetzt. Zweimal wurde jedoch ein solches Männchen in den folgenden 24 Stunden getötet, wobei Spuren eines stattgefundenen Kampfes deutlich sichtbar waren. Einmal wurde ein solches Tier nur erheblich verletzt.

5. Ein Weibchen wurde versuchsweise während den geduldeten Kopulationsversuchen des angepaarten Männchens im Postpartumoestrus von diesem getrennt und einem fremden Männchen zugeführt. Trotz Oestrus ergaben sich die heftigsten Beissereien und Kämpfe. Als diese nach 5 Min. noch in gleicher Stärke andauerten, brachte ich das Weibchen zum alten Partner zurück. Hier drohte das Männchen sein Weibchen zuerst an, weil diesem wahrscheinlich noch etwas Fremdgeruch anhaftete. Das Weibchen schlüpfte aber sofort zu seinen Jungen ins Nest, und der Partner folgte friedlich nach.

Diskussion : An gefangen gehaltenen Hausspitzmäusen zeigt sich, dass die Tiere dieser Art nach anfänglichen Streitigkeiten mit einmal bekannt gewordenen adulten Individuen jederzeit in Gemeinschaft leben können, eine Tatsache, die für Waldspitzmäuse unter keinen Umständen möglich ist und für Wasserspitzmäuse

nur ausserhalb der Fortpflanzungsperiode bei strengster Kälte realisiert werden kann. * Ernsthafte Kämpfe erfolgen nur, wenn ein fremdes Tier (Männchen) zu einem bereits etablierten Paar gesetzt wird und jede Möglichkeit zur Flucht fehlt. Ein fremdes Männchen wird von einem verpaarten Weibchen auch während des Oestrus kaum angenommen. Andererseits hat FRANK (1953) gezeigt, dass ein isoliert gehaltenes Feldspitzmausweibchen ein während der Brunst hinzugesetztes fremdes Männchen akzeptierte.

HERFS (1939) und ZIMMERMANN (1952) haben bewiesen, dass bei der Feldmaus *(Microtus arvalis)* und der Grossen Wühlmaus *(Arvicola terrestris)* das Weibchen noch nach 15-tägiger Trennung sein Männchen wiedererkennt. Analoge Versuche fehlen für die Hausspitzmaus, doch liegt die Vermutung nahe, dass sich die aneinander gewöhnten Tiere ebenfalls nach kürzerer Trennung wiedererkennen.

Die Tatsache, dass das Nest immer gemeinsam bewohnt wird, macht es wahrscheinlich, dass in Freiheit ebenfalls einmal etablierte Paare oder Gruppen in Gemeinschaft leben, während fremde Individuen durch das beschriebene feindliche Verhalten bei der ersten Begegnung angegriffen und verjagt werden.

b) *Feststellungen zum Verhalten adulter Tiere gegenüber arteigenen Nestlingen*
Methode: Da das Männchen in allen Fällen nicht nur bei den Jungen im Nest geduldet wurde, sondern bei einer beobachteten Geburt sogar ständig beim Weibchen weilte, veranlasste mich dies, das Verhalten des Männchens und fremder Hausspitzmäuse gegenüber den Jungen in einfachen Versuchen zu prüfen. NIETHAMMER (1950) hatte beobachtet, wie ein Hausspitzmausweibchen seine Jungen von einem Versteck ins andere trug, und ZIPPELIUS (1957) wies nach, dass die Jungen der Feldspitzmaus bis zum 7. Tag, bevor sie zur „Karawanen-Bildung" fähig sind, vom Weibchen zur Dislokation im Maul getragen werden. Auf gleiche Weise werden Junge, die aus dem Nest genommen und irgendwo im Käfig abgesetzt werden, von der Mutter meistens nach ca. 5 bis 15 Sek. zurückgeholt, falls sich die Jungen normal verhalten. In der fremden Umgebung reagieren bereits die kleinsten Hausspitzmäuse üblicherweise durch ein erbärmliches Rufen, das anfangs wie si-si-si..., bei älteren Jungen wie sri-sri-sri... tönt. Es scheint, dass dieser Ruf das Suchverhalten des Weibchens auslöst oder mindestens stimuliert.

Versuchsanordnung: Alle adulten Tiere bis auf das Versuchstier werden aus dem Käfig entfernt. Ein Junges wird dem Nest entnommen und 20—30 cm vor dem Nest des zu prüfenden Tieres abgesetzt. Es wurden vorwiegend Junge im Alter bis zu 7 Tagen verwendet, damit sie nicht selbständig ins Nest zurückfinden konnten. Unter „Vater" verstehe ich das Männchen, das infolge der paarweisen Haltung bei der Geburt und der Aufzucht der Jungen dabei ist.

* SPANNHOF (1952) zitiert dazu eine Beobachtung von v. SANDEN. Dieser stellte in einem strengen Winter fest, dass mehrere Wasserspitzmäuse einen zerklüfteten Haufen von Eisplatten gemeinsam bewohnten. Ebenso benutzten meine gekäfigten Wasserspitzmäuse ein gemeinsames Nest, sobald die Temperatur gegen 0°C sank.

Versuche:

1. An einem 4-tägigen Jungen wird der „Vater" geprüft. 30 Sek. nach Versuchsbeginn erscheint er aus seinem Versteck, schnuppert aufgeregt, läuft zum Jungen, fasst es am Nacken und trägt es ins Nest zurück. Am folgenden Tag und ebenso am 9. Lebenstag des Jungen wird derselbe Versuch wiederholt, er klappt mit diesem Männchen jedesmal. Ein Kontrollversuch mit der „Mutter" ergibt, dass diese das Junge am 9. Tag nach dem Karawanensystem führt, während es der „Vater" immer noch im Maul trägt.

2. Ein 3-tägiges Junges wird in den Käfig eines hochträchtigen Weibchens gesetzt. Dieses holt das Junge nach 10 Sek. und trägt es ins Nest. Bei der Kontrolle liegt das Junge mit dem Kopf gegen die Zitzen. Es wäre vom Weibchen sicher adoptiert worden.

3. Das Junge aus Versuch 2 wird einem nichtträchtigen Weibchen vorgesetzt. Das Junge wird nur intensiv beschnuppert und dann liegen gelassen.

4. Dasselbe Junge wird von einem fremden Männchen, zu dem es gesetzt wurde, für kurze Zeit aufgenommen und herumgetragen, dann aber irgendwo im Käfig wieder abgelegt. Nachdem sich das Männchen beruhigt hat, kümmert es sich nicht weiter um das Junge. Zur Kontrolle wird dieses Junge endlich der „Mutter" wieder in den Käfig gelegt. Diese holt es ohne zu zögern ins Nest zurück.

5. Ebenfalls mit einem 3-tägigen Jungen werden die Reaktionen eines Weibchens geprüft, das mit dem Wurf und der „Mutter" im gleichen Nest lebt. Abwechslungsweise wird der Versuch mit dieser „Bekannten" und der „Mutter" durchgeführt. Beide zeigen genau die gleiche Reaktion. Allein durch die Verhaltensbeobachtung lässt sich nicht entscheiden, welches die „Mutter" ist.

6. Ein Weibchen mit zwei 12-tägigen Jungen adoptiert vier 7-tägige, deren Mutter gestorben war. Dies beweist, dass ein Weibchen bereit ist, auch fremde Junge anzunehmen. Diese werden im Notfall selbstverständlich auch geborgen. Die Abbildung 1 zeigt das betreffende Weibchen 6 Tage nach der Adoption bei der Bergung der Familie.

Diskussion: Die Ergebnisse erinnern an die Befunde von FRANK (1952), der sich mit Adoptionsversuchen bei Nagern befasste. Der Autor bewies in ähnlich angeordneten Versuchen einen im Verhaltensinventar der Feldmaus erblich fixierten **Nestlings-Bergungstrieb,** der unabhängig vom Ereignis der Mutterschaft wirksam ist und schon von dem Zeitpunkt an in Erscheinung tritt, in dem das Jungtier fortbewegungsfähig wird. Dieser Trieb kommt auch den Männchen zu, wird jedoch durch deren Geschlechtsreife mehr oder weniger gehemmt.

Die ausgeführten Versuche mit Spitzmäusen beweisen, dass die Hausspitzmaus ebenfalls einen solchen Bergungstrieb besitzt, der, wie bei der Feldmaus, nicht geschlechtsgebunden ist. Es scheint aber, dass dieser Trieb erst durch die Atmosphäre der Jungenaufzucht aktiviert wird oder aber durch eine physiologische Bereitschaft bei hochträchtigen Weibchen. Obwohl eine genaue Ueberprüfung mit

ABB. 1.

Hausspitzmausweibchen, 6 Tage nach der Adoption, bei der Bergung der Jungen. Deutlich sind die beiden grösseren, eigenen Jungen (E) von den drei adoptierten Jungen (A) zu unterscheiden. Eines davon wird, was in diesem Alter selten ist, von der " Mutter " (M) im Maul getragen, während sich die andern aktiv an der Karawanenbildung beteiligen.

statistischen Methoden nötig ist, um die Bereitschaft zur Bergung von Jungen noch differenzierter zu erfassen (auslösende Reizsituation), erlauben die Beobachtungen doch folgenden Schluss: Der Nestlings-Bergungstrieb beim Männchen als nützliche und angepasste Verhaltensweise ist nur dann sinnvoll, wenn dieses Männchen in der Nestgemeinschaft mit den Jungen zusammen lebt. Ich erachte diese Tatsache deshalb als ein weiteres Indiz, dass in Freiheit eine Paarbindung existieren kann, die über längere Zeit anhält.

SCHLUSSFOLGERUNGEN

Die Beobachtungen zum intraspezifischen Verhalten adulter Hausspitzmäuse in Gefangenschaft und die durchgeführten Experimente zum Verhalten adulter Tiere gegenüber Jungen, die einen Nestlings-Bergungstrieb beim „Vater" demon-

strierten, beweisen, dass diese Art auch während der Fortpflanzungsperiode in Gemeinschaft lebt. Dieses Resultat darf sicher auf freilebende Tiere übertragen werden. Allerdings bleibt die Frage nach der Zusammensetzung dieser Gemeinschaft noch unbeantwortet. Die eingangs erwähnte Auffassung von MARTIN, dass die Hausspitzmäuse monogam leben, liegt weiterhin im Bereich der Möglichkeit, bevor nicht gegenteiliges Material beigebracht wird. Da die Jungen nach Erreichen der Selbständigkeit in Gefangenschaft nicht weggejagt werden, dies im Gegensatz zu den Verhältnissen bei *Sorex araneus* (DEHNEL, 1951), ist die Bildung von Familiengruppen oder Sippen, wie dies für Mäuse (EIBL-EIBESFELDT, 1950), Ratten (STEININGER, 1950) und Feldmäuse (FRANK, 1952) nachgewiesen worden ist, ebenfalls denkbar. Neue Versuche, vor allem mit grösseren, markierten Populationen sind deshalb nötig, diesen Sachverhalt ganz zu klären, wobei das Problem der Territorialität in diesem Fragenkomplex ebenfalls berücksichtigt werden muss. Da verträgliche Spitzmausgattungen sowohl bei den *Crocidurinae* als auch bei den *Soricinae* zu finden sind, könnten vergleichende Untersuchungen recht interessant ausfallen.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Frisch zusammengesetzte Hausspitzmäuse erweisen sich nach anfänglichen Streitigkeiten als sehr verträglich.

2. Etablierte Paare sind gegenüber fremden Individuen aggressiver als fremde Individuen untereinander.

3. Bei paarweiser Haltung wird das Männchen während der ganzen Aufzuchtsperiode im Nest geduldet.

4. Ein Nestlings-Bergungstrieb wird nachgewiesen. Dieser kommt auch dem Männchen zu, scheint jedoch erst durch die Atmosphäre der Jungenaufzucht aktiviert zu werden.

5. Alle Beobachtungen weisen darauf hin, dass freilebende Hausspitzmäuse während der Fortpflanzungsperiode paarweise, möglicherweise auch in Familienverbänden leben.

LITERATURVERZEICHNIS

BREHM, A. 1912. *Brehms Tierleben*, 10. Band, Säugetiere — 1. Band, 4. Auflage, Leipzig und Wien.

BROADBROOKS, H. E. 1952. *Nest and behaviour of a short-tailed shrew, Cryptotis parva.* J. Mammal. 33: 241-243.

BUTTLER, G. 1953. *Ein Beitrag zur Sexualbiologie der Insectivoren unter besonderer Berücksichtigung der accessorischen Drüsen der Soriciden.* Diss. Braunschweig (Maschinenschrift).

CONAWAY, C. H. 1958. *Maintenance, reproduction and growth of the least shrew in captivity.* J. Mammal. 39: 507-512.

CROWCROFT, P. 1955. *Notes on the behaviour of shrews.* Behaviour 8: 63-80.

DEHNEL, A. 1951. *The biology of breeding of common shrew Sorex araneus L. in laboratory conditions.* Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska Lublin 6, Sectio C: 359-376.

DRYDEN, G. L. 1968. *Growth and development of Suncus murinus in captivity on Guam.* J. Mammal. 49: 51-62.

EIBL- EIBESFELDT, I. 1950. *Beiträge zur Biologie der Haus- und Aehrenmaus nebst einigen Beobachtungen an andern Nagern.* Z. Tierpsych. 7: 558-588.

FRANK, F. 1952. *Adoptionsversuche bei Feldmäusen (Microtus arvalis Pall.).* Z. Tierpsych. 9: 415-423.

— 1953. *Zur Biologie, insbesondere Paarungsbiologie der Feldspitzmaus (Crocidura leucodon).* Bonner Zool. Beitr. 4: 187-194.

HAINARD, R. 1948. *Les Mammifères sauvages d'Europe.* Bd. 1: 268 pp. Delachaux & Niestlé S. A., Neuchâtel et Paris.

HERFS, A. 1939. *Ueber die Fortpflanzung und Vermehrung der „Grossen Wühlmaus" (Arvicola terrestris L.)* Nachr. Schädlingsbekämpfung Leverkusen 14: 93-193.

HERTER, K. 1957. *Das Verhalten der Insektivoren.* Handbuch der Zoologie 10 (10): 1-50, Walter de Gruyter, Berlin.

— 1967. in *Grzimeks Tierleben,* Bd. 10, Säugetiere 1: 185-263, Kindler Verlag, Zürich.

MARTIN, R. 1910. *Atlas de poche des Mammifères de la France, de la Suisse romande et de la Belgique.* Léon Lhomme, Paris.

MCCARLY, W. H. 1959. *An unusually large nest of Cryptotis parva.* J. Mammal. 40: 243.

NIETHAMMER, G. 1950. *Zur Jungenpflege und Orientierung der Hausspitzmaus (Crocidura russula Herm.).* Bonn. Zool. Beitr. 1: 117-125.

SPANNHOF, L. 1952. *Spitzmäuse.* Die Neue Brehm-Bücherei, Akad. Verlagsgesellschaft Geest & Portig, Leipzig, 44 pp.

STEININGER, F. 1950. *Beiträge zur Soziologie und sonstigen Biologie der Wanderratte.* Z. Tierpsych. 7: 356-379.

VASARHELYI, S. 1929. *Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise zweier Kleinsäuger.* Allat. Közlem. 26: 84-91.

WAHLSTRÖM, A. 1929. *Beiträge zur Biologie von Crocidura leucodon (Herm.).* Z. Säugetierk. 4: 157-185.

ZIMMERMANN, K. 1952. *Das Verhalten verpaarter Feldmäuse Microtus arvalis (Pall.) bei Begegnung nach Trennung.* Z. Tierpsych. 9: 1-11.

ZIPPELIUS, H. M. 1957. *Zur Karawanenbildung bei der Feldspitzmaus (Crocidura leucodon).* Bonner Zool. Beitr. 8: 81-84.

N° 57. **Rüdiger Wehner** und **Reiner Schümperli.** — Das Aktionsspektrum der phototaktischen Spontantendenz bei *Drosophila melanogaster*. (Mit 3 Textabbildungen)

Zoologisches Institut der Universität Zürich

Seit den klassischen Versuchen v.FRISCHS (1915) und KÜHNS (1927) sind Bienen noch immer die einzigen Insekten, für die ein Farbensehen zweifelsfrei nachgewiesen werden konnte; denn nur bei Bienen war es bisher mit Hilfe der Dressurmethode möglich, über die zentralnervösen Mechanismen, die der Wellenlängen-Unterscheidung zugrunde liegen, Aufschluss zu gewinnen (DAUMER 1956, MENZEL 1967). Zwar sind in den letzten Jahren auf elektrophysiologischem (AUTRUM & ZWEHL 1964) und elektronenmikroskopischem Wege (GRIBAKIN 1969) auch die spektralen Empfindlichkeiten einzelner Sehzellen des Bienenauges untersucht worden, ein Farbensehen lässt sich jedoch allein anhand dieser Spektralgänge von Rezeptorzellen noch nicht beweisen.

Daher wissen wir auch bis heute noch nicht, ob Dipteren Farben unterscheiden können, obwohl bei *Calliphora* die spektralen Eigenschaften der Sehzellen durch intrazelluläre Ableitungen (AUTRUM & BURKHARDT 1960, 1961, BURKHARDT 1962, BURKHARDT & HOFFMANN 1962) und mikrospektrophotometrische Messungen (LANGER 1966, LANGER & THORELL 1966) hinreichend bekannt sind. Nach diesen Arbeiten besitzt *Calliphora* in jedem Ommatidium zwei Rezeptortypen, die je ein Absorptionsmaximum im ultravioletten (360 nm) und in dem für uns sichtbaren Bereich des Spektrums aufweisen. Letzteres entspricht dem α-Maximum des Rhodopsins und liegt entweder bei 470 nm (Rhabdomere Nr. 7 und 8) oder bei 515 nm (Rhabdomere Nr. 1-6), d.h. bei jenen Wellenlängen, bei denen auch die extrazellulären Summenpotentiale des ERGs ein Maximum besitzen (AUTRUM & STUMPF 1953, WALTHER & DODT 1959, AUTRUM, AUTRUM & HOFFMANN 1961, HOFFMANN & LANGER 1961). Ob freilich das Zentralnervensystem der Fliegen diese spektralen Eigenschaften der Sehzellen zur Farbunterscheidung auswertet, können nur elektrophysiologische Ableitungen von zentralen Ganglien (BISHOP 1968) oder direkt Orientierungsexperimente erweisen. Mit Hilfe der zweiten Methode hat KAISER (1968) versucht, bei *Phormia* optomotorische Drehreaktionen auf rotierende Streifenzylinder zu erhalten, die aus Spektrallicht-Streifen verschiedener Wellenlänge, aber gleicher Intensität bestehen. Wenn diese Versuche auch nur zu negativen Befunden führten, indem die Fliegen auf Wellenlängen-Unterschiede keine optomotorischen Kompensationsdrehungen zeigten, kann damit ein Farbensehen bei Fliegen noch nicht zwingend verneint werden; denn das schlüssigste Beweisverfahren bildet auch hier erst die Dressurmethode.

Da Orientierungstests mit Hilfe von Lernversuchen für Fliegen bisher noch nicht vorliegen, sind wir zur Zeit damit beschäftigt, für *Drosophila* ein Konditionierungsverfahren auf Spektrallichter zu entwickeln. Als Ausgangspunkt für solche Lernstudien benötigen wir jedoch zunächst ein Aktionsspektrum, das die Spek-

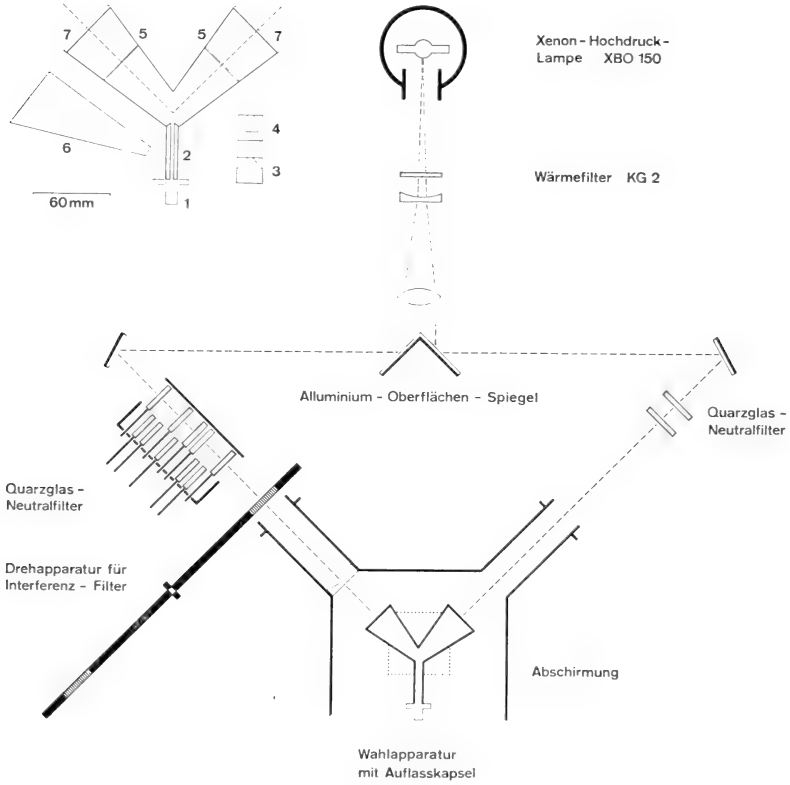


ABB. 1.

Wahlapparatur und Strahlengang.

Die Y-förmige Wahlapparatur ist in der Einschaltfigur links oben gesondert dargestellt. Am Entscheidungspunkt werden die Spektrallichter und das komparative Weisslicht als Leuchtflecke von 34.7° (horizontal) × 33.4° (vertikal) Grösse auf das Ommatidienraster projiziert. 83% der leuchtenden Fläche liegen im ventralen Augenbereich. *1* Auflasskapsel; *2* medianer Laufkanal; *3* Querschnitt durch den Laufkanal vor dem (*4* direkt am) Entscheidungspunkt; *5* Markierungslinie zum Stoppen der Laufzeiten; *6* Seitenwand der Wahlapparatur, in die Horizontalebene umgeklappt; *7* Leuchtfenster aus UV-durchlässigem Plexiglas (Nr. 208 von Röhm & Haas, Darmstadt).

Als Lichtquelle dient eine Xenon-Hochdrucklampe Osram XBO 150. Die Graufilter aus Quarzglas sowie die meisten Interferenzfilter (Ausnahme: 338 nm, UV-IL Schott, Mainz) stammen von Balzers, Liechtenstein (Filtraflex R-UV und B-40). Die Halbwertsbreiten der Interferenzfilter betragen für die einzelnen Wellenlängen 7 nm (338 nm), 10 nm (422, 435, 490, 514, 551 nm), 11 nm (589 nm), 12 nm (450 nm), 13 nm (382, 406 nm), 14 nm (617 nm), 19 nm (311 nm), 20 nm (367 nm). Die Energiemessungen wurden unabhängig voneinander mit 2 Thermosäulen (E5 und E 21 von Kipp, Delft) über ein Galvanometer vorgenommen. Die Leuchtdichte des komparativen Weisslichts (rechter Strahlengang) beträgt 2.8 erg sec^{-1} cm^{-2}.

tralabhängigkeit der phototaktischen Spontantendenz wiedergibt und damit bei Spektrallichtern verschiedener Wellenlänge jene Intensitäten zu bestimmen erlaubt, die gleiche Spontanpräferenzen auslösen. Dabei können wir uns nicht auf frühere Untersuchungen phototaktischer Reaktionen bei *Drosophila* stützen, da diese älteren Arbeiten, soweit sie unsere Fragestellung berühren, entweder in der physikalischen Reizgebung oder in der Reaktionsmessung methodisch unzulänglich und daher heute nur beschränkt oder überhaupt nicht brauchbar sind (Mc Even 1918, Lutz & Richtmyer 1922, Bertholf 1932, Brown & Hall 1936, Fingerman 1952, Fingerman & Brown 1952, 1953, Wolken, Mellon & Contis 1957).

In den hier mitgeteilten Versuchen wählen die Fliegen stets zwischen einer konstanten Weisslicht-Intensität und variierenden Intensitäten monochromatischer Lichter. Die Wahlapparatur (Abb. 1) ist dabei so konstruiert, dass die dunkeladaptierten Fliegen nach Passieren eines medianen Laufkanals den Entscheidungspunkt in Form eines 2 mm breiten Spaltes erreichen, wo sie — mit der Ventralseite nach oben gekehrt — die beiden simultan gebotenen Lichter als $1200°^2$ grosse Leuchtflecke auf das Ommatidienraster projiziert bekommen. Das von einer Xenon-Hochdrucklampe abgestrahlte Licht wird in einem geteilten Strahlengang durch Quarzglas-Neutralfilter in seiner Intensität und durch schmalbandige Interferenzfilter in seiner Wellenlängenzusammensetzung variiert. Die Intensitätsmessungen wurden unabhängig voneinander mit zwei Thermosäulen vorgenommen. Die Leuchtdichte des zum Vergleich gebotenen Weisslichts beträgt 2.8 erg sec^{-1} cm^{-2}.

Mit dieser Versuchsanordnung lässt sich zunächst für jede einzelne Wellenlänge bestimmen, wie die Wahltendenz der Fliegen von der Energie des transmittierten Spektrallichts abhängt. Die auf diese Weise ermittelten spektralen Reaktions-Intensitäts-Kurven zeigen einen sigmoidalen Verlauf, sind in Abb. 2 allerdings in den meisten Fällen nur in ihren mittleren, annähernd linearen Teilstücken dargestellt. Als Ergebnis fällt erstens auf, dass im UV-Bereich (311-382 nm) um 2-3 Zehnerpotenzen geringere Energien nötig sind, um die gleichen Wahltendenzen wie in dem für uns sichtbaren Teil des Spektrums (406-617 nm) zu erhalten. Zweitens besitzen die Wirksamkeitskurven im UV-Bereich signifikant höhere Steigungen als bei grösseren Wellenlängen.

Bestimmt man nun diejenigen Intensitäten, bei denen die einzelnen Spektrallichter gleich häufig wie das komparative Weisslicht frequentiert werden, d.h. die Schnittpunkte der Reaktions-Intensitäts-Kurven mit der Wahltendenzlinie von $n(\lambda)/n = 0.5$, lässt sich aus den reziproken Werten dieser Spektrallichtenergien eine spektrale Empfindlichkeitskurve gewinnen. Diese Empfindlichkeitskurve liefert das gesuchte Aktionsspektrum; denn sie gibt für alle Wellenlängen die Stärke der phototaktischen Spontantendenz als reziproken Wert derjenigen Spektrallichtenergien an, die gegenüber einer konstanten Weisslicht-Intensität

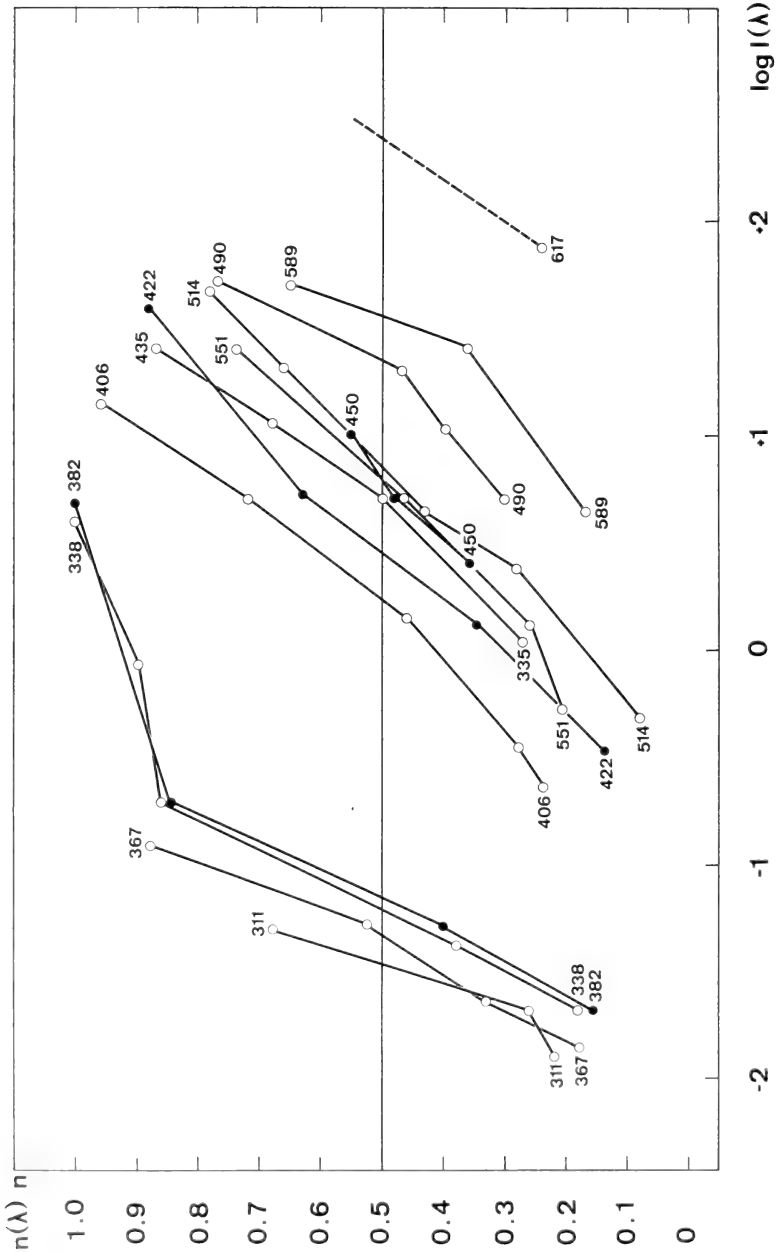


Abb. 2.

Reaktions-Intensitäts-Kurven. Abszisse: relative Energieeinheiten in logarithmischem Massstab; Ordinate: Wahltendenz der Fliegen für das Spektrallicht. Jeder Punkt beruht auf 50 oder 100 Entscheidungen einzeln getesteter Fliegen. Da zur vollständigen Bestimmung der Kurve für $\lambda = 617$ nm keine höheren Intensitäten zur Verfügung standen, musste die Wirksamkeitskurve mit Hilfe der mittleren Steigung der Schnittpunktsgeraden für $\lambda = 406$-589 nm simuliert werden.

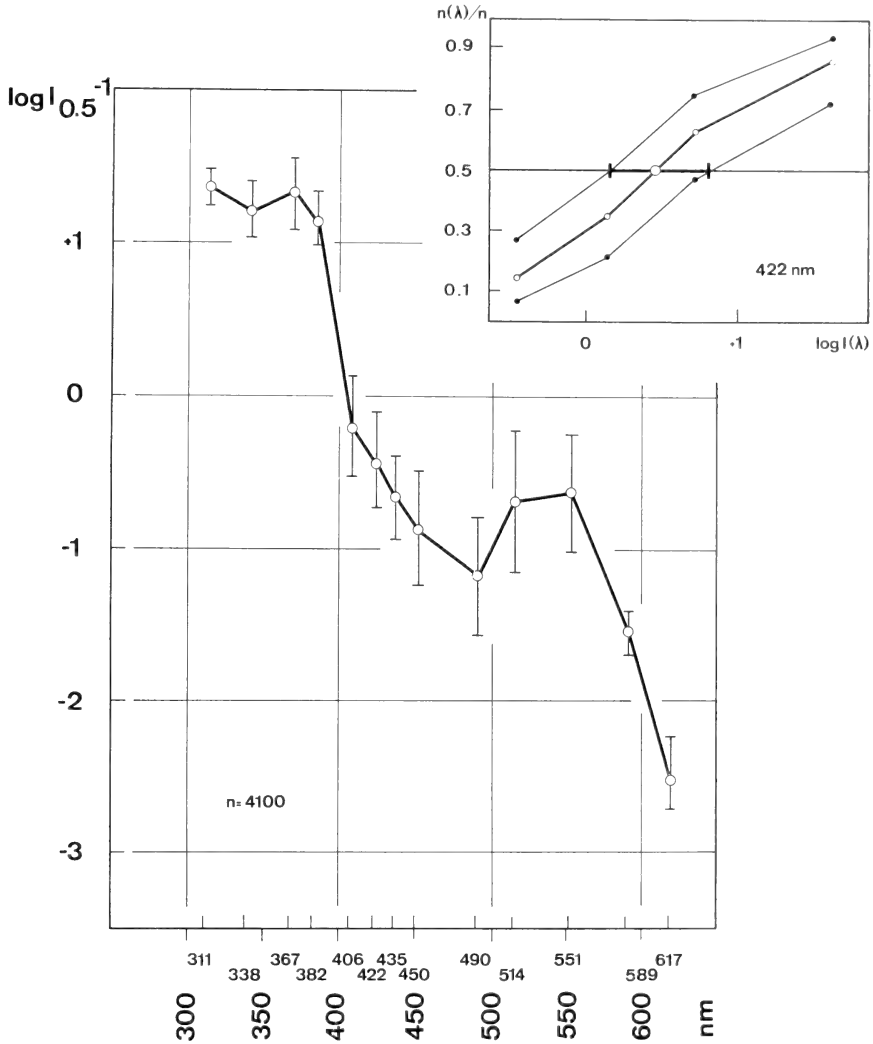


ABB. 3.

Spektrale Empfindlichkeit der phototaktischen Spontantendenz (Aktionsspektrum). Die Empfindlichkeitskurve gibt für jede Wellenlänge den reziproken Wert derjenigen Spektrallichtenergie an, die gegenüber einer konstanten Weisslichtintensität eine Wahltendenz von $n(\lambda)/n = 0.5$ erreicht und anhand der Reaktions-Intensitäts-Kurven ermittelt werden kann. Die Berechnung der Streuungsbereiche erfogt nach dem Schema der Einschaltfigur (R-I-Kurve für $\lambda = 422$ nm mit den confidence limits für $p = 0.95$ und $n = 50$). Wählt man als Intensitätsmass relative Quantenzahlen anstelle der relativen Energieeinheiten, wird die Empfindlichkeitskurve dadurch um maximal 0.2 Ordinateneinheiten verzerrt. Einige der zur Berechnung des Aktionsspektrums verwendeten R-I-Kurven wurden bei einer gegenüber den Kurven der Abb. 2 leicht veränderten Weisslicht-Intensität aufgestellt und anschliessend gesamthaft um den entsprechenden Energiebetrag ($\triangle \log I = 0.2$) längs der Energieskala verschoben.

gleiche Anlauffrequenzen erzielen (Abb. 3). Die Streuungsbereiche der Empfindlichkeitskurve lassen sich nach dem Schema der Einschaltfigur von Abb. 3 angeben, indem man bei jeder Reaktions-Intensitäts-Kurve die Schnittpunkte der confidence limits für $p = 0.95$ mit der Wahltendenzlinie von $n(\lambda)/n = 0.5$ bestimmt und den reziproken Wert des auf diese Weise abgetrennten Energieintervalls in die Empfindlichkeitskurve überträgt.

Das Aktionsspektrum, das hier für 2 d alte ♀♀ dargestellt ist, enthält zwei Maxima: einen breiten UV (311-382 nm)- und einen um den Faktor 10^2 tiefer liegenden Grün (514-551 nm)-Gipfel. Im Gelb- und Rotbereich fällt die Kurve steil ab, doch wurden grössere Wellenlängen als 617 nm bisher noch nicht geprüft. Da elektrophysiologisch ermittelte Empfindlichkeitskurven für *Drosophila* bisher noch nicht vorliegen — aus methodischen Gründen lassen sich die ERG-Messungen von MAZOKHIN-PORSHNYAKOV & VISHNEVSKAYA (1966) hier nicht zum Vergleich heranziehen—, müssen wir uns kurz den entsprechenden rezeptorphysiologischen Untersuchungen bei *Calliphora* zuwenden: Wie schon anfangs erwähnt, lassen sich nach intrazellulären und spektrophotometrischen Messungen mindestens zwei Rezeptortypen isolieren, die neben dem UV-Gipfel (360 nm) entweder im Blau (470 nm)- oder im Blaugrün (515 nm)- Bereich ihr zweites Maximum besitzen. Demgegenüber erscheint das entsprechende Maximum des Aktionsspektrums bei *Drosophila* etwas stärker in den längerwelligen Bereich verschoben. Nach MEDIONI (1961) liegt sogar das Maximum der negativen Phototaxis bei 490 nm. An der gleichen Stelle finden AUTRUM & STUMPF (1953; *Calliphora*) bei heterochromatischen Flimmerexperimenten nach ERG-Ableitungen das Minimum der Wellenlängen-Unterscheidung. Vor allem fällt aber bei *Drosophila* die hohe Empfindlichkeit der phototaktischen Spontantendenz für UV auf, die in den für *Calliphora* bestimmten Empfindlichkeitskurven der Rezeptoren — auch nach extrazellulären Ableitungen (WALTHER & DODT 1959) — keine Parallele findet. Lediglich im helladaptierten Zustand nimmt das UV-Maximum gegenüber dem Blaugrün-Gipfel relativ an Höhe zu (LANGER 1967), jedoch bei weitem nicht in dem für das Aktionsspektrum gefundenen Ausmass. Damit ist gezeigt, dass die Spektralempfindlichkeit der Rezeptoren das Aktionsspektrum, d.h. die Spektralabhängigkeit der phototaktischen Spontantendenz, nicht unmittelbar determiniert, sondern hier zentralnervöse Prozesse selektiv eingreifen. Mit Hilfe von Konditionierungsexperimenten sollen nun diese zentralnervösen Vorgänge und damit der Mechanismus des Farbensehens bei *Drosophila* näher analysiert werden.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Spektralabhängigkeit der phototaktischen Spontantendenz (Aktionsspektrum) wird für 2 d alte *Drosophila melanogaster* ♀♀ (Wildtyp, Stamm Sevelen) bestimmt, indem die Fliegen in einer Zweifach-Wahlapparatur zwi-

schen einer konstanten Weisslicht-Intensität (2.8 erg sec^{-1} cm^{-2}) und variierenden Intensitäten monochromatischer Spektrallichter zu entscheiden haben (Abb. 1).

2. Anhand der sigmoidalen Reaktions-Intensitäts-Kurven (Abb. 2) werden die Spektrallicht-Energien für Gleichverteilung der Fliegen zwischen Spektrallicht und komparativem Weisslicht für 13 Wellenlängen (311-617 nm) bestimmt.

3. Die mit Hilfe der Reaktions-Intensiäts-Kurven ermittelte spektrale Empfindlichkeitskurve der phototaktischen Spontantendenz (Abb. 3) zeigt ein breites Ultraviolett-Maximum (311-382 nm) und ein um den Faktor 10^2 tiefer liegendes Grün-Maximum (514-551 nm).

Summary

1. In an Y-maze 2 d old *Drosophila melanogaster* flies (♀, wild type, stock Sevelen) have to decide between a constant intensity of white light (2.8 erg sec^{-1} cm^{-2}) and varying intensities of monochromatic lights ranging from 311 to 617 nm (Fig. 1). By this it is examined, how the spontaneously shown phototactic reactions of the flies depend on the wavelengths of the coloured lights.

2. By means of the response-intensity-curves (Fig. 2) those intensities of monochromatic lights are determined, which are equally frequented as the white light presented for competition.

3. The spectral sensitivity curve of the spontaneous phototactic preference (Fig. 3) shows a broad maximum in the ultraviolet (311-382 nm) and a further one in the green region of the spectrum (514-551 nm). On ultraviolet the flies react 10^2 to 10^3 times more sensitively than on other wavelengths.

Résumé

1. On mesure pour *Drosophila melanogaster* ♀ (âge: deux jours, souche Sevelen, type sauvage) la dépendance spectrale de la tendance phototactique spontanée. Les mouches sont placées dans un tube en Y, où elles ont à choisir entre une lumière blanche d'intensité constante (2.8 erg sec^{-1} cm^{-2}) et des intensités variables de lumière monochromatique spectrale (fig. 1).

2. A l'aide des courbes de réaction-intensité (fig. 2) on détermine les énergies de lumière spectrale de 13 longueurs d'onde (311-617 nm) qui provoque une répartition égale des mouches entre la lumière spectrale et la lumière blanche de référence.

3. La courbe de sensibilité spectrale de la tendance spontanée phototactique (fig. 3) qu'on a ainsi déterminée a un large maximum dans l'ultraviolet (311-382 nm) et un autre dans le vert (514-551 nm). Les mouches sont environ 10^2 à 10^3 fois plus sensibles à l'ultraviolet qu'aux autres longueurs d'onde.

LITERATUR

AUTRUM, H. J., I. AUTRUM u. C. HOFFMANN. 1961. *Komponenten im Retinogramm von Calliphora und ihre Abhängigkeit von der Spektralfarbe.* Biol. Zbl. 80: 513-547.

— u. D. BURKHARDT. 1960. *Die spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen.* Naturwiss. 47: 527.

— a. D. BURKHARDT. 1961. *Spectral sensitivity of single visual cells.* Nature (Lond.) 190: 639.

— u. H. STUMPF. 1953. *Elektrophysiologische Untersuchungen über das Farbensehen von Calliphora.* Z. vergl. Physiol. 35: 71-104.

— u. V. v. ZWEHL. 1964. *Die spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen des Bienenauges.* Z. vergl. Physiol. 48: 357-384.

BERTHOLF, L. M. 1932. *The extent of the spectrum for Drosophila and the distribution of stimulative efficiency in it.* Z. vergl. Physiol. 18: 32-64.

BISHOP, L. G. 1968. *Spectral response of single neurones recorded in the optic lobes of the housefly and browfly.* Nature (Lond.) 219: 1372-1373.

BROWN, F. A., a. B. V. HALL. 1936. *The directive influence of light upon Drosophila melanogaster and some of its eye mutants.* J. exp. Zool. 74: 205-220.

BURKHARDT, D. 1962. *Spectral sensitivity and other response characteristics of single visual cells.* Symp. Soc. exp. Biol. 16: 86-109.

— u. C. HOFFMANN. 1962. *Untersuchungen zur spektralen Empfindlichkeit des Insektenauges.* Zool. Anz. Suppl. 25: 181-185.

DAUMER, K. 1956. *Reizmetrische Untersuchungen des Farbensehens der Bienen.* Z. vergl. Physiol. 38: 413-478.

FINGERMAN, M. 1952. *The role of the eye-pigments of Drosophila melanogaster in photic orientation.* J. exp. Zool. 120: 131-164.

— a. F. A. BROWN. 1952. *A " Purkinje-Shift " in insect vision.* Science 116: 171-172.

— a. F. A. BROWN. 1953. *Colour discrimination and physiological duplicity of Drosophila vision.* Physiol. Zool. 26: 59-67.

FRISCH, K.v. 1915. *Der Farbensinn und Formensinn der Bienen.* Zool. Jb. Abt. allg. Zool. Physiol. 35: 1-182.

GRIBAKIN, F. G. 1969. *Cellular basis of colour vision in the honey bee.* Nature (Lond.) 223: 639-641.

HOFFMANN, C. u. H. LANGER. 1961. *Die spektrale Augenempfindlichkeit der Mutante „chalky" von Calliphora erythrocephala.* Naturwiss. 48: 605.

KAISER, W. 1968. *Zur Frage des Unterscheidungsvermögens für Spektralfarben: Eine Untersuchung der Optomotorik der königlichen Glanzfliege Phormia regina.* Z. vergl. Physiol. 61: 71-102.

KÜHN, A. 1927. *Über den Farbensinn der Bienen.* Z. vergl. Physiol. 5: 762-800.

LANGER, H. 1966. *Spektrometrische Untersuchungen der Absorptionseigenschaften einzelner Rhabdomere im Facettenauge.* Zool. Anz. Suppl. 29: 329-338.

— 1967. *Die Grundlagen der Wahrnehmung von Wellenlänge und Schwingungsebene des Lichtes.* Zool. Anz. Suppl. 30: 195-233.

— a. B. THORELL. 1966. *Microspectrophotometric assay of visual pigments in single rhabdomeres of the insect eye.* Wenner-Gren Center Int. Symp. Ser. 7: 145-149.

LUTZ, F. E., a. F. K. RICHTMYER. 1922. *The reaction of Drosophila to ultraviolet.* Science 55: 519.

MAZOKHIN-PORSHNYAKOV, G. A., a. T. M. VISHNEVSKAYA. 1966. *Red light receptor of flies and colour vision of Drosophila melanogaster.* Biofizika 11: 1184-1192.

MC EVEN, R. S. 1918. *The reactions to light and gravity in Drosophila and its mutants.* J. exp. Zool. 25: 49-106.

MEDIONI, J. 1961. *Contribution à l'étude psychophysiologique et génétique du phototropisme d'un insecte : Drosophila melanogaster.* Thesis, Univ. Strasbourg.

MENZEL, R. 1967. *Untersuchungen zum Erlernen von Spektralfarben durch die Honigbiene (Apis mellifica).* Z. vergl. Physiol. 56: 22-62.

WALTHER, J. B. u. E. DODT. 1959. *Die Spektralsensitivität von Insekten-Komplexaugen im Ultraviolett bis 290 nm. Elektrophysiologische Untersuchungen an Calliphora und Periplaneta.* Z. Naturforsch. 14b: 273-278.

WOLKEN, J. J., A. D. MELLON, a. G. CONTIS. 1957. *Photoreceptor structures. II. Drosophila melanogaster.* J. exp. Zool. 134: 383-410.

N° 58. **V. Ziswiler,** Zürich. — Adaptive Radiation innerhalb der Prachtfinkengattung *Erythrura* Swainson. — Hern Prof. Dr. Erwin Stresemann zum 80. Geburtstag. (Mit 3 Textabbildungen)

Innerhalb der aethiopisch-orientalisch-nothogäischen Vogelfamilie der Prachtfinken *Estrildidae* nimmt die Gattung *Erythrura* Swainson mit 10 Arten und 25 Subspezies (MAYR 1968) insofern eine Sonderstellung ein, als sie eine ausgedehnte, vorwiegend insuläre Verbreitung in einem riesigen Gebiet aufweist, das von Malakka und Sumatra bis zu den Philippinen, nach Mikronesien und den Samoa-Inseln reicht. Trotz der starken Artaufsplitterung sehen sich die Angehörigen der Gattung relativ ähnlich. Allen gemeinsam ist das grünliche bis blaue Körpergefieder, der rote Schwanz (mit Ausnahme einer Art), die Fünfpunkt-Rachenzeichnung der Jungen und die intensiv blau gefärbten Leuchtpapillen in den Mundwinkeln der Nestlinge. Alle Angehörigen der Gattung verfügen ferner über die weithin hörbaren zi-zi-Kontaktrufe. In ihrem Aussehen unterscheiden sich die einzelnen Rassen und Arten in erster Linie an den verschieden gefärbten Kopf-

partien, in der Körpergrösse, der Schwanzlänge und der Schnabelform. Grössere Divergenzen zeigen die einzelnen Formen in bezug auf ihre Ernährungsweise, die damit zusammenhängenden Strukturen und Funktionen des Ernährungsapparates sowie des Sozialverhaltens. In dieser Hinsicht haben sich die einzelnen Formen in Anpassung an die verschiedenen Lebensbedingungen auf den einzelnen Inseln stark spezialisiert. Sie zeigen ausgeprägt das Phänomen adaptiver Radiation.

Durch jahrelange Beobachtung der einzelnen Erythruraformen in Gefangenschaft, morphologische Untersuchungen am Verdauungssystem [1] sowie durch Beobachtung mehrerer Formen in Freiheit anlässlich meiner Forschungsreise nach Australien, Neukaledonien, den Neuen Hebriden, Fidschi und Samoa im ersten Halbjahr 1969 [2] sowie durch Studium des Balgmaterials am American Museum of Natural History in New York und am British Museum [3] konnte ich dieses Phänomen adaptiver Radiation genauer analysieren und zu einer teilweisen Deutung der Evolutions- und Ausbreitungsgeschichte dieser Vogelgattung gelangen.

Ernährungsweise

Der grösste Teil aller Prachtfinkenarten sind gramineenfressende Savanen- oder Buschbewohner, die am Halm hängend Samen aus den Aehren klauben oder diese vom Boden aufpicken. Die Angehörigen der Gattung *Erythrura* hingegen sind in erster Linie Bewohner verschiedener Waldzonen oder von Gebieten in der Nähe waldähnlicher Biotope. Innerhalb der drei Hauptformenkreise lassen sich dabei verschiedene Ernährungstypen unterscheiden (Abb. 1):

1. Formenkreis von *E. hyperythra* und *E. prasina* mit Ausbreitungszentren westlich der Weberschen Linie.

   Typ a: Euryöke Gramineenfresser. Eher Tieflandformen, in feuchten Grassteppen und Waldrandgebieten vorkommend, in grösseren Schwärmen Stellen mit jeweiliger Samenreife nachziehend:

   E. prasina prasina (Malakka, Sumatra, Java)
   E. prasina coelica (Borneo)
   E. viridifacies (Luzon)

   Typ b: Stenöke Bambussamenfresser mit disjunkter Verbreitung. Vorkommen in grösserer Höhe, meist in Nebelwäldern mit Bambus. Nach unseren Feststellungen zeigen die Vögel Tendenzen zu zeitweiser Insektivorie; sie sind in der Lage, nach Meisenart Insekten und Insektenlarven von

[1] Unterstützt durch den Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.
[2] Ermöglicht durch das Reisestipendium für Zoologie der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft.
[3] Unterstützt durch ein Stipendium des Kantons Zürich zur Förderung des wissenschaftlichen Nachwuchses.

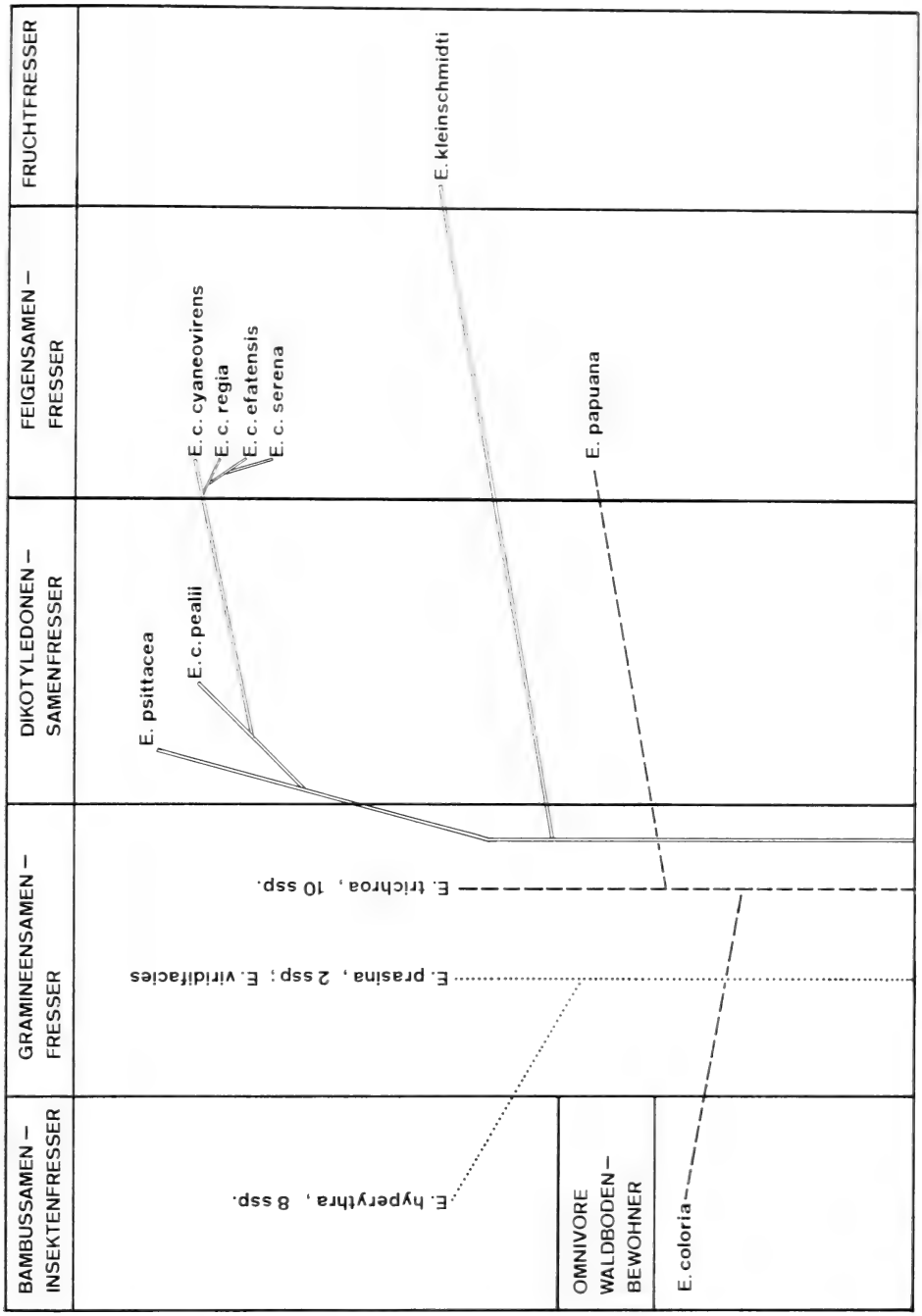


ABB. 1.

Schematische Darstellung der adaptiven Radiation innerhalb der Gattung *Erythrura*

Halmen und Blättern abzulesen. Möglicherweise stellen die Vögel ausserhalb der Reifezeit der Bambussamen auf Insektennahrung um, wie es auch bei der Bartmeise *Panurus biarmicus* beobachtet wurde (G. SPITZER, mündl. Mitt.):

E. hyperythra mit 8 Subspezies in Malakka, auf Java, Borneo, Celebes, Lombok, Flores, Sumbava, Luzon, Mindoro.

2. Formenkreis von E. trichroa mit Ausbreitungsgebiet östlich der Wallace'schen Linie.

Typ a: Euryöke Gramineen- und Krautsamenfresser mit Tendenz zur Omnivorie. Eher Tieflandbewohner, in grösseren Waldlichtungen, Waldrandzonen und offenen Grasgebieten vorkommend:

E. trichroa mit 10 Subspezies in Celebes, den Molukken, Neuguinea, Nordostaustralien, auf dem Bismarck-Archipel, Mikronesien, den Salomonen, den Banks-Inseln, den Neuen Hebriden und den Loyalitäts-Inseln.
E. tricolor (Timor)

Typ b: Omnivorer Waldbodenbewohner:

E. coloria, nur von einem sehr begrenzten Gebiet von Mindanao bekannt.

Typ c: Stenöker Feigensamenfresser, Waldform:

E. papuana, in einigen Gebirgsmassiven von Neuguinea vorkommend.

3. Formenkreis von *E. cyaneovirens* mit Verbreitung auf südwestpazifischen Inseln.

Typ a: Krautsamenfresser mit omnivorer Tendenz:

E. psittacea (Neukaledonien)
E. cyaneovirens pealii (Fidschi)

Typ b: Feigensamenfresser, stenöke Waldbewohner:

E. cyaneovirens cyaneovirens (Samoa: Upolu, Savaii)
E. cyaneovirens regia (nördliche Neue Hebriden)
E. cyaneovirens efatensis (Neue Hebriden: Efate)
E. cyaneovirens serena (Neue Hebriden: Aneiteum)

Typ c: Feigen- und Beerenfresser, Waldbewohner mit sehr begrenztem Verbreitungsgebiet:

E. kleinschmidti (Fidschi: Nebelwälder im Innern von Viti Levu)

Innerhalb der Gattung Erythrura gibt es also mindestens 5 verschiedene Ernährungstypen. Ausgehend vom allgemeinen Gramineenfressertyp der Prachtfinken, wie er von *E. prasina* repräsentiert wird, fanden Spezialisierungen und Umstellungen in Richtung auf die Ernährung mit Bambussamen, Dikotyledonensamen allgemein, Feigensamen, sowie in Richtung auf Omnivorie und Fructivorie statt. Die Tendenz zur Umstellung von Gramineensamen auf Krautsamen ist als eine Anpassung der Vögel an die teilweise gramineenfreien Inselbiotope zu deuten, auf welche die Vögel im Laufe ihrer Ausbreitungsgeschichte stiessen. Besonders

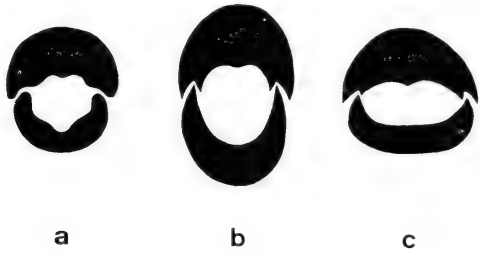


ABB. 2.

Schnabelquerschnitte von

a) *Erythrura prasina*, einem Gramineenfresser
b) *Erythrura cyaneovirens regia*, einem Dikotyledonensamenfresser
c) *Erythrura kleinschmidti*, einem Fruchtfresser

interessant ist die Tatsache, dass innerhalb der nicht näher miteinander in Beziehung stehenden Formenkreise von *E. cyaneovirens* und *E. trichroa* Feigensamenfresser entwickelt wurden.

SAMENÖFFNUNGSMECHANISMUS

In Zusammenhang mit der Spezialisierung auf verschiedenartige Ernährung lässt sich bei einigen Erythruraformen ein Funktions- und Strukturwandel im Schnabel-Gaumenbereich feststellen. Wie ich 1965 beschrieb, öffnen alle Prachtfinken mit Ausnahme einiger Erythruraformen die aufgenommenen Samenkörner durch Aufquetschen, d. h. das Korn wird mit dem stumpfen Unterschnabelrand gegen ein geeignetes Widerlager im hörnernen Gaumen gepresst und so geöffnet und enthülst. Mittels Zeitlupenfilm-Analyse gelang es mir zu zeigen, dass einzelne Vertreter der Gattung *Erythrura* einen vollständig verschiedenen Samenöffnungsmechanismus besitzen, über den sonst nur Angehörige der Familie *Fringillidae* verfügen, das Aufschneiden. Bei dieser Oeffnungsart wird das Samenkorn in eine Rille des hörnernen Gaumens eingekeilt und mit schnellen Vor-Rückbewegungen des messerscharfen Unterschnabelrandes (Abb. 2) angeschnitten und nachher enthülst.

Wie ich nun mit Zeitlupenfilm belegen konnte, öffnen folgende Formen kompakte runde Samenkörner, z. B. Hanfkörner, mit Aufschneidebewegungen: *E. psittacea*, *E. cyaneovirens pealii*, *E. cyaneovirens regia*, *E. coloria*.

Auf Grund der glatten Schnittränder an den ausgeworfenen Samenschalen und der messerscharfen Kante des Unterschnabels müssen auch *E. c. cyaneovirens E. c. efatensis*, *E. c. serena* und *E. papuana* Samenaufschneider sein. Dieser, Oeffnungsmechanismus gilt allerdings nicht für grosse, lange Gramineensamen, wie Hafer oder Glanz. Solche Samen werden nach allgemeiner Prachtfinkenart quer in den Schnabel genommen und durch Aufquetschen entspelzt.

Die Samenöffnungsmethode des Aufschneidens beschränkt sich bei den Feigensamen fressenden Formen von *E. cyaneovirens* ferner auf Samenkörner von mehr als 0,8 mm Durchmesser. *E. c. regia* pickt die winzig kleinen Wildfeigensamen einzeln aus den Früchten und presst sie im vordersten Schnabeldrittel zusammen, worauf die Samenschalen aufspringen, nicht aber abfallen. Diese Feigensamen werden also samt der Hülse verschluckt.

Die feigenfressenden Formen von *E. cyaneovirens* benützen somit den Aufschneidemechanismus nicht zum Oeffnen ihrer Hauptnahrung, der Feigensamen, wohl aber zum Oeffnen der Feigenfrüchte. Diese Feigenfrüchte von 5—20 mm Durchmesser werden so geöffnet, dass der Vogel die Frucht mit den Zehen nach Meisenart festhält. Dann wird mit der etwas vorspringenden Oberschnabelspitze ein Loch in die Fruchthaut geschlagen. Darauf wird die Frucht mit schräger Kopfhaltung mit einer Schnabelhälfte so aufgeschnitten, dass sie sich in zwei sauber getrennte Hälften öffnet. Alsdann werden die Samen herausgepickt.

E. kleinschmidti schliesslich ist ein Fruchtfresser, der sich vorwiegend auf die reifen Früchte verschiedener auf Viti Levu vorkommender Wildfeigenarten spezialisiert hat. Im Gegensatz zu den E. cyaneovirens-Formen frisst er die kleineren Früchte ganz. Dabei wird die Frucht mit dem flachen hörnernen Gaumen und den scharfen Schnabelrändern durch Vor-Rück-Bewegungen des Unterschnabels gequetscht und zerschlissen. Fruchtfleisch und Samenkerne werden verschlungen, während die Fruchthaut meistens ausgeworfen wird.

Der Verdauungstrakt

Wie ich 1967 nachweisen konnte, weist der Verdauungstrakt granivorer Singvögel eine grössere Anzahl Merkmale auf, die sich gut zur systematischen Diagnostizierung von Familien und Subfamilien eignen. Es handelt sich dabei grösstenteils um qualitative Strukturmerkmale, wie den Bauplan der Oesophagusdrüsen und der Zusammengesetzten Drüsen im Drüsenmagen, die Struktur des Darmfaltenreliefs und den Bau der Lieberkühnschen Krypten, die eine Gruppe im Laufe ihrer Evolution, unabhängig von der jeweiligen Ernährungsspezialisation, beibehalten hat.

Andere, vorwiegend quantitative Merkmale hingegen zeigen deutliche Korrelationen zur jeweiligen Ernährungsweise. Solche Merkmale müssten demnach auch innerhalb der

Erythrura-Gruppe die adaptive Radiation in bezug auf die verschiedene Ernährungsweise widerspiegeln.

Die vergleichend-histologischen Untersuchungen zur Abklärung dieser Frage sind noch nicht vollständig ausgewertet, doch ergeben sich vorläufig folgende Anhaltspunkte:

Oesophagus

In bezug auf einzelne Strukturen des Oesophagus zeigen die extremen Nahrungsspezialisten die für ihre Ernährungsweise typischen Ausprägungen, z. B. im Hinblick auf die Dichte und den grössten Durchmesser der Oesophagusdrüsen (Tabelle 1):

TABELLE 1.

Drüsendichte pro Quadratmillimeter und grösster Drüsendurchmesser in μ-Werten, die durch die Kubikwurzel des Körpergewichtes transformiert wurden. Pc: Pars cervicalis, Pt: Pars thoracica

	pealii	regia	coloria	psittacea	trichroa	hyperythra
Drüsendichte						
Pc	20	14	32	44	39	52
Kropf	14	7	27	14	30	36
Pt	90	43	82	132	100	150
Grösster Drüsendurchmesser						
Pc	54	73	55	42	36	42
Kropf	54	73	41	50	36	50
Pt	50	61	40	36	28	36

In bezug auf die Dichte der Oesophagusdrüsen weist *E. hyperythra* die grösste Dichte auf, was für eine teilweise insectivore Form typisch ist, während die granivoren Extremformen *E. c. regia* und *E. c. cyaneovirens* die geringste Dichte besitzen.

E. c. cyaneovirens und *E. c. regia* haben den grössten Durchmesser der Drüsenendstücke aller bisher von mir untersuchten Vogelarten. Mit diesem Wert übersteigen sie bei weitem die Variationsbreite der an Estrildiden gemessenen Werte. Die beiden feigensamenfressenden Formen zeigen in dieser Hinsicht eine interessante Konvergenz zu den ebenfalls Dikotyledonensamen fressenden *Fringillidae*.

Drüsenmagen

Was die Struktur des Drüsenmagens betrifft, so unterscheiden sich die Feigensamenfresser *E. c. cyaneovirens* und *E. c. regia* grundlegend im Aufbau der Zusammengesetzten Drüsen des Drüsenmagens von den anderen Prachtfinkenformen. Während diese einen relativ einfach gebauten Drüsenkörper mit einem weitlumigen zentralen Ausführgang und weitlumigen Sekretionskammern mit

locker angeordneten polygonalen Zellen zeigen, besitzen jene ein sehr kompliziertes Ausführsystem mit Nebengängen und ein kompaktes Sekretionssystem mit sehr dicht stehenden polygonalen Zellen, das wiederum stark an die Verhältnisse bei den *Fringillidae* erinnert.

Muskelmagen

Der Muskelmagen der Erythruraformen ist relativ einheitlich gebaut und durchwegs mit sehr kräftigen Muskeln versehen, auch bei omnivoren, bei teilweise insectivoren und sogar bei der fructivoren Form *E. kleinschmidti*. Diese scheinbar paradoxe Gleichförmigkeit in der Ausbildung des Muskelmagens deckt sich mit meiner früheren Interpretation, dass der Muskelmagen, der die Aufgabe hat, Samenkerne mechanisch zu zertrümmern, funktionell einem „Alles oder Nichts"-Prinzip untersteht. Um befähigt zu sein, Samenkerne zu zertrümmern, muss der Muskelmagen bestimmten Funktions- und Konstruktionsnormen entsprechen. Dabei spielt es keine Rolle, ob der betreffende Vogel sich zeitweilig mit animalischem Futter oder mit Früchten ernährt, entscheidend ist nur, dass Samenkörner mit zu seiner Diät gehören, die zu zertrümmern nur einem gut entwickelten Muskelmagen gelingt.

Darm

Die Ausbildung der verschiedenen Darmabschnitte innerhalb der untersuchten Erythruraformen ist relativ einheitlich. Sowohl die omnivoren und fructivoren Formen als auch die Feigensamenfresser zeigen im Darmschleimhautrelief, vor allem im Duodenalbereich, Tendenz zu starker Oberflächenvergrösserung. Das bei allen Prachtfinken zu beobachtende System der versetzten Lamellen (ZISWILER, 1967 a, b) geht bei den erwähnten Formen in ein System von Dreieckzotten über.

Eine andere qualitative Strukturänderung betrifft die Blinddärme. Während diese bei vielen Prachtfinken nicht mehr über ein Lumen mit dem Darmlumen in Verbindung stehen, sondern nur noch kavernöse Einschlüsse aufweisen, findet sich in den Blinddärmen aller E. cyaneovirens-Formen ein echtes Lumen, das mit einem Epithel ausgekleidet ist und oft Chylus enthält.

Quantitativ lassen sich folgende Tendenzen erkennen (Tabelle 2).

Die Gesamtdarmlänge ist bei den Kraut- und Feigensamen fressenden Formen sowie den extremen Gramineenfressern am längsten. Der Enddarm erreicht seine grösste Länge bei den omnivoren-fructivoren Formen. Deutliche Unterschiede ergeben sich schliesslich in bezug auf die Lieberkühnschen Krypten. Das Kryptenlager erreicht bei den extremen Körnerfressern seine grösste Mächtigkeit. Bei ihnen sind die dünnen, schlauchförmigen Krypten im Duodenalabschnitt bis vierfach gewunden, während sie bei den übrigen Formen höchstens zwei Windungen aufweisen.

TABELLE 2.

Darmdimensionen in transformierten Millimeterwerten. Transformationsgrösse: Kubikwurzel aus dem Körpergewicht.

Form	trich.	psitt.	col.	peal.	reg.	pras.	hyp.
Gesamtdarmlänge	48	68	74	82	81	87	64
Enddarmlänge	5,5	3,6	4,0	4,8	5,4	4,0	4,2
Blinddarmlänge	0,9	0,7	0,7	0,7	1,2	0,8	0,8

Schlussfolgerungen

Versucht man, die Befunde über den Samen- und Fruchtöffnungsmechanismus und die Struktur des Verdauungskanals im Zusammenhang mit der Ausbreitungsgeschichte der Erythrura-Formen, vor allem des südwestpazifischen Formenkreises, zu interpretieren, so ergeben sich nachstehende Schlussfolgerungen (Abb. 3):

1. Das Samenaufschneiden stellt eine Anpassung an die Krautsamendiät dar, welche die ursprüngliche Wald-und Buschvegetation der Südseeinseln den einwandernden Prachtfinken darzubieten hatte. So gab es z. B. in Neukaledonien vor dem Auftreten des Menschen überhaupt keine Gramineenarten. Für das Oeffnen der kompakten Dikotyledonensamen stellt das Aufschneiden die geeignetste Oeffnungsmethnde dar (ZISWILER, 1965).

Für die euryöken Formen *E. psittacea* von Neukaledonien und *E. c. pealii*, die praktisch den ganzen Fidschi-Archipel bewohnt, stellt das Samenaufschneiden somit die rationellste Art des Samenöffnens für das Angebot der autochtonen Samenarten dar. Sekundär sind diese beiden Arten allerdings wieder zu Gramineenfressern geworden. *E. psittacea* lebt heute vorzugsweise in den vom Menschen geschaffenen Weidegebieten, während *E. c. pealii* in Schwärmen die in neuerer Zeit angelegten Reispflanzungen auf Fidschi heimsucht. Da E. psittacea im Habitus und in vielen Merkmalen des Verdauungstraktes noch am ehesten Affinitäten zu den Formenkreisen von *E. prasina* und *E. trichroa* aufweist, und die im Zusammenhang mit der Krautsamendiät auftretenden Merkmale bei ihr noch am wenigsten ausgeprägt sind, betrachte ich E. psittacea als eine Form, die der Ausgangsform von E. cyaneovirens-Gruppe am nächsten steht. Es drängt sich somit der Schluss auf, dass Fidschi von Neukaledonien aus mit den Ahnen von *E. c. pealii* besiedelt wurde.

2. Von Fidschi aus wurde wahrscheinlich Samoa mit den Ahnen von *E. c. cyaneovirens* besiedelt. In der relativ artenarmen Waldvegetation, welche die Inseln vollständig bedeckte, mussten sich die Vögel auf Feigensamen spezialisieren.

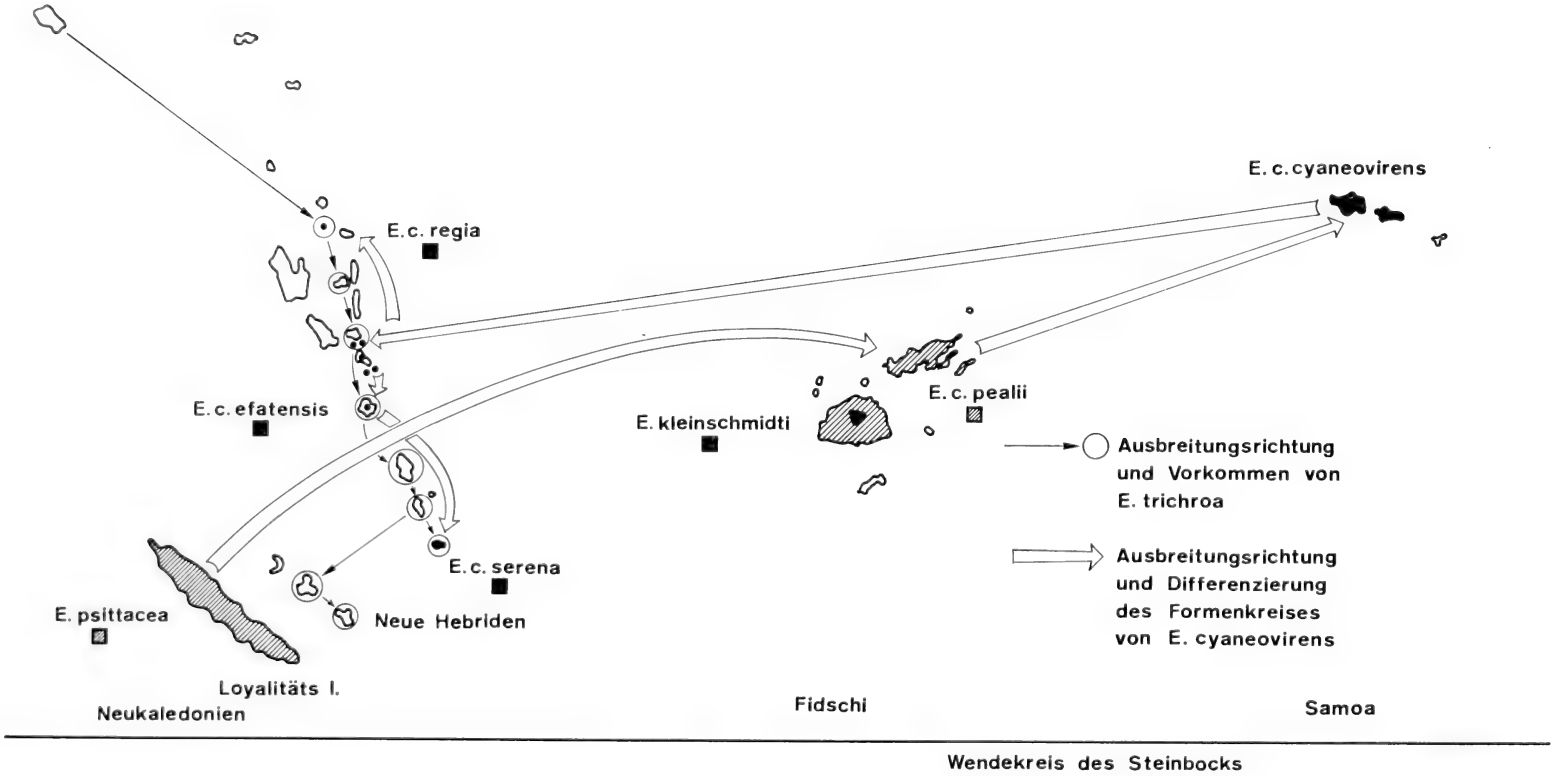


ABB. 3.

Die Ausbreitung und Differenzierung der *Erythrura*-Formen im Südwestpazifik.

Die Befähigung des Unterschnabels zu schneidenden Vor-Rück-Bewegungen wurde sinngemäss zum Oeffnen der Feigenfrüchte eingesetzt. Von Samoa aus wurden westwärts die Waldbiotope der Neuen Hebriden mit ebenfalls Feigensamen fressenden Ahnen von *E. c. regia*, *E. c. efatensis* und *E. c. serena* besiedelt. Die ökologische Nische der offenen Buschzone des Küstengürtels war zu jenem Zeitpunkt möglicherweise bereits durch die von den Salomonen her eingewanderte Rasse cyanofrons von *E. trichroa* besetzt. Dass die Differenzierung der E. cyaneovirens-Gruppe in der Etappenfolge Fidschi-Samoa-Neue Hebriden erfolgte, lässt sich an der additiven Steigerung aller Merkmale, die in Zusammenhang mit der Feigensamendiät gebracht werden können, von der Form auf Fidschi über jene von Samoa zu den drei Rassen auf den Neuen Hebriden, belegen. Hand in Hand mit dieser Merkmalssteigerung geht auch eine Intensivierung der Blautöne im Gefieder.

3. Die geographische Verbreitung und die Befähigung des Unterschnabels zu ausgeprägten Vor-Rück-Bewegungen lassen es als wahrscheinlich erscheinen, dass auch *E. kleinschmidti* in den Formenkreis von *E. cyaneovirens* gehört. Die Art muss aber schon sehr früh eine Sonderentwicklung durchgemacht haben, die zur Fructivorie führte. Da sich *E. kleinschmidti* nur von reifen Früchten weniger Feigenarten ernährt, wobei zu bemerken ist, dass in den Waldgebieten von Viti Levu Bäume mit reifen Früchten sich nie gehäuft finden lassen, und da diese Vogelart an diesen Futterbäumen stark von Flaumfusstauben der Gattung *Ptilinopus* konkurriert werden, blieb diese hochspezialisierte Form nicht sehr erfolgreich. Daraus erklärt sich möglicherweise das sehr beschränkte Vorkommen auf einer einzelnen Insel des Fidschi-Archipels, nämlich Viti Levu.

LITERATUR

MAYR, E. 1958. Abschnitt „*Erythrura*" in *Check-List of the Birds of the World*, Vol. XIV. Cambridge. Mass.

ZISWILER, V. 1965. *Zur Kenntnis des Samenöffnens und der Struktur des hörnernen Gaumens bei körnerfressenden Oscines*. J. Orn. nº 106: 1-48.

— 1967. a) *Vergleichend morphologische Untersuchungen am Verdauungstrakt körnerfressender Singvögel*. Zool. Jb. Systematik. 94: 427-520.

— 1967. b) *Der Verdauungstrakt körnerfressender Singvögel als taxonomischer Merkmalskomplex*. Rev. Suisse de Zool., T. 74, 620-628.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. V. Ziswiler, Zoologisches Museum der Universität Zürich, Künstlergasse 16, 8006 Zürich.

N° 59. **B. Bruderer** und **J. Joss.** — Methoden und Probleme der Bestimmung von Radarquerschnitten frei fliegender Vögel [1]

(Mit 9 Textabbildungen)

Zoologische Anstalt der Universität Basel
Osservatorio Ticinese della Centrale Meteorologica Svizzera, Locarno-Monti

Die Bestimmung absoluter Rückstreuquerschnitte frei fliegender Vögel ist von mehrfacher Bedeutung: Sie erlaubt eine ungefähre Ermittlung der Schwarm- oder Individuengrösse und verdient deshalb im Zusammenhang mit der Verhütung von Vogelschäden im Luftverkehr grösstes Interesse. Dem wissenschaftlich arbeitenden Radar-Ornithologen liefert sie Informationen über die Anteile verschiedener Zielgrössen an einer Stichprobe von Echos und schafft damit die Voraussetzungen für Zugdichtebestimmungen in verschiedenen Distanzbereichen. Unter günstigen Voraussetzungen kann sie auch als Hilfsmittel bei der Identifizierung von Artgruppen oder bei der Ausscheidung von Insektenechos dienen.

Radargerät und Methoden

Bei der Durchführung der hier referierten Untersuchungen wurde versucht, mit den Gegebenheiten eines für militärische Zwecke konstruierten Radargerätes und möglichst einfachen Hilfsapparaturen brauchbare Resultate zu erzielen, ähnlich wie dies bereits bei der Registrierung von relativen Streuquerschnittvariationen zur Bestimmung der Flügelschlagfrequenzen geschehen war (vgl. Bruderer 1969).

Die Aufzeichnung der notwendigen Signale erfolgte wie bisher mit einem Zweispur-Tonbandgerät, wobei auf die eine Spur Kommentare gesprochen wurden, während auf der anderen Spur zwei verschiedene Signale aus dem Radargerät gespeichert wurden (das eine in Frequenzmodulation, das andere in Amplitudenmodulation auf demselben Träger). Die Registrierung zweier Signale war notwendig, weil der von uns verwendete 3-cm-Zielverfolgungsradar (Typ „Superfledermaus") [2] zwei Regelkreise für den Ausgleich von Schwankungen der Echointensität besitzt: Eine rasche Verstärkungsregulierung (AVR_{AC}), die die Aufzeichnung von Flügelschlagmustern erlaubt und eine langsame Verstärkungsregulierung (AVR_{DC}), die langsame aber stärkere Intensitätsschwankungen aus-

[1] Ausgeführt mit Unterstützung der Stiftung Dr. Fritz Hoffmann-La Roche zur Förderung wissenschaftlicher Arbeitsgemeinschaften in der Schweiz.

[2] Die Radaranlage wurde uns dank dem Verständnis von Herrn Oberstkorpskommandant Studer durch die Abt f Fl u Flab zur Verfügung gestellt. Die Firma Contraves AG übernahm als Herstellerfirma den Unterhalt des Gerätes.

gleicht und damit eine Möglichkeit für die Bestimmung von absoluten Streuquerschnitten bietet.

Optimale Resultate könnten erreicht werden, wenn der Uebergang zwischen den beiden Regelkreisen bei 1 Hz oder noch tieferen Frequenzen erfolgen würde; damit wären alle relativen Schwankungen des Streuquerschnittes um einen bestimmten Mittelwert im Regelbereich der AVR_{AC}, während die Spannung der AVR_{DC} als Masszahl für den mittleren Streuquerschnitt des beobachteten Objektes verwendet werden könnte. Bei der „Superfledermaus" erfolgt der Uebergang im Frequenzbereich zwischen ca. 6 und 12 Hz. Das AVR_{DC} -Signal ist deshalb nicht eine reine Gleichspannungs-Information, sondern ein um den jeweiligen Mittelwert schwankendes Signal, in dem die Frequenzen über rund 10 Hz abgeschwächt sind. Bei der Auswertung sind wir deshalb gezwungen, Messpunkte zu verwenden, die sowohl in den Eichsignalen als auch in den Echosignaturen von Vögeln eindeutig determinierbar sind, die aber nicht unmittelbar den Mittelwerten des Streuquerschnittes entsprechen. Die besten Resultate wurden erzielt, wenn die Lage der häufigsten Maxima (d.h. die Umhüllende der häufigsten Maxima) ausgemessen wurde. Damit wird bei logarithmischer Verstärkung der Signale auch eine relativ gute Annäherung an die effektiven Mittelwerte erreicht.

In den Abbildungen gelangten zwei verschiedene Darstellungsverfahren zur Anwendung: Die Abbildungen 1 und 5-7 zeigen die AVR_{DC}-Signale zeitlich stark gerafft; die Minima der Signale wurden im Interesse der Uebersichtlichkeit abgeschwächt, da sie für unsere Messungen ohnehin von geringer Bedeutung sind. In den Abbildungen 2-4 sind die relativen Streuquerschnittschwankungen (AVR_{AC}) sowie der volle Frequenzgang der AVR_{DC} wiedergegeben.

Eichungen

Die Eichung der Anlage wurde mit Metallkugeln durchgeführt, deren Streuquerschnitte berechnet wurden. Die Kugeln wurden jeweils mit einem rund 100 m langen Faden an einem Ballon befestigt und mit dem Radargerät automatisch verfolgt. (Die Nennung der Kugeldimensionen unterbleibt aus Gründen der militärischen Geheimhaltung).

Das kontinuierliche Absinken der AVR_{DC} -Signale mit zunehmender Distanz (vgl. Abb. 1) beruht auf der Wirkung des r^4-Gesetzes und verschiedener Geräteparameter (STC, Erholungszeit der SE-Zelle, Magnetron-Zustand usw.), die in einem Faktor q zusammengefasst werden können. Die Spannung der AVR_{DC} (σq) ist das Produkt aus dem Streuquerschnitt σ und dem komplizierten Faktor q. Bei bekanntem Streuquerschnitt kann deshalb der Wert von q in jedem Distanzbereich bestimmt werden. Mit der Charakterisierung des Faktors q für jede Entfernung wird es möglich, die Streuquerschnitte von Vögeln anhand der AVR-Signale zu ermitteln.

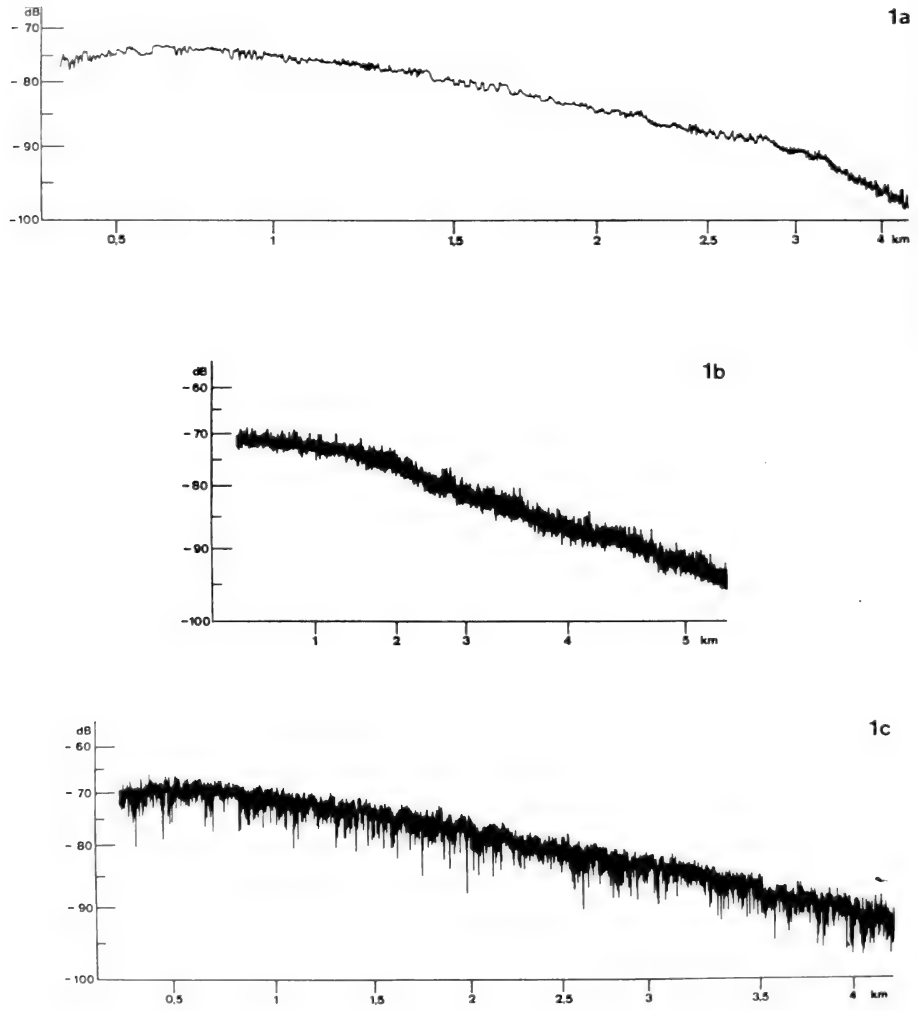


ABB. 1.

Eichung der Radaranlage mit Kugeln von bekanntem Streuquerschnitt. Das Absinken der Kurve (σq) mit zunehmender Entfernung ist ein Mass für die Wirkung des Distanzfaktors in Verbindung mit verschiedenen Geräteparametern. Die Abschwächung wird in dB gemessen. Mit Hilfe der Dezibel-Skala können die verschiedenen σq- und σ-Werte miteinander verglichen werden, ohne dass Streuquerschnittangaben in cm^2 notwendig werden (Anzahl dB = 10 × log σ_1/σ_2, wobei σ_1 und σ_2 die beiden zu vergleichenden Streuquerschnitte sind). *a)* AVR_{DC}-Signal einer Einzelkugel. *b)* Kugelpaar mit viermal grösserem Gesamtstreuquerschnitt; Durchmesserverhältnis der beiden Kugeln 1: 3. *c)* Kugelpaar mit einem Durchmesserverhältnis von 1:1 und gleichem Gesamtstreuquerschnitt wie bei *b)*.

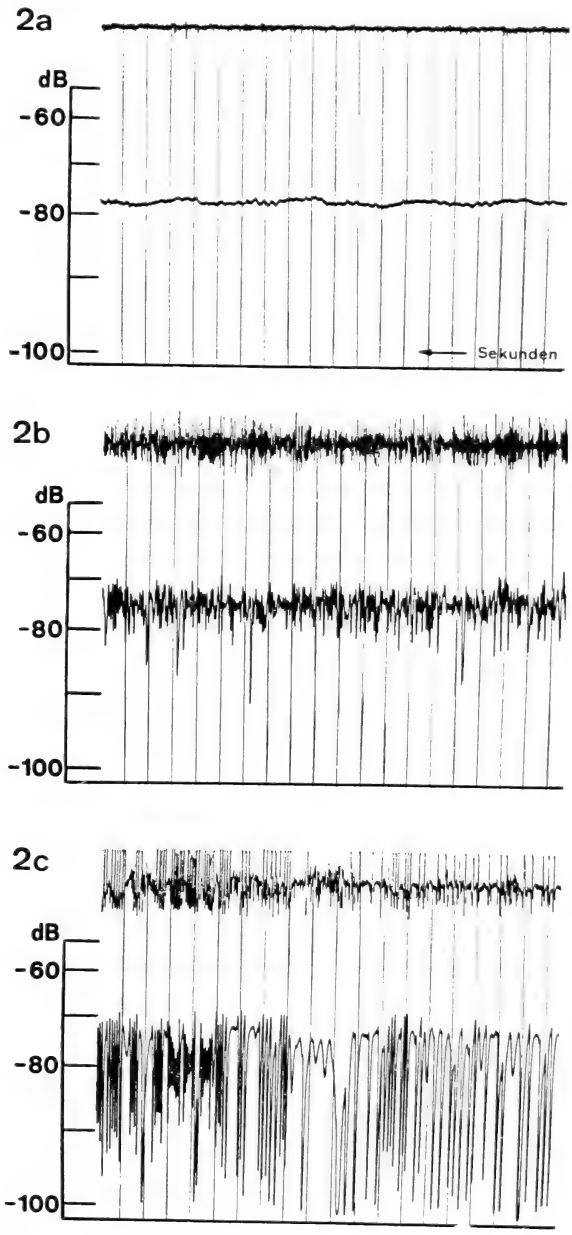


ABB. 2.

Variationen des Streuquerschnittes bei Einzelkugeln und Kugelpaaren; alle bei Distanzen zwischen 1 und 1,5 km. Auf der oberen Spur sind die Signale der AVR_{DC} (relative Streuquerschnittvariationen) dargestellt; die untere Spur gibt die Spannungsschwankungen der AVR_{DC} (σq) wieder. Die Zeitmarken (= senkrechte Linien) bezeichnen Sekundenintervalle. *a)* Das Echo einer Einzelkugel zeigt nur unbedeutende Intensitätsschwankungen. *b)* Zwei Kugeln mit einem Durchmesserverhältnis von 1:3 ergeben Echofluktuationen von 10 bis maximal 20 dB. *c)* Zwei Kugeln von gleicher Grösse ergeben Schwankungen der Echointensität in der Grössenordnung von 30 dB (Faktor 1000 !).

Die Unterschiede zwischen verschiedenen Eichmessungen liegen im optimalen Distanzbereich (1-2 km) unter 3 dB; in den antennennahen Bereichen sowie an der Grenze der Reichweite wurden Unterschiede bis zu 8 dB festgestellt.

Die Eichsignale geben uns auch Anhaltspunkte über die Gesetzmässigkeiten der relativen Streuquerschnittvariationen: Das Echo einer Einzelkugel (Abb. 1a und 2a) zeigt nur sehr geringe Schwankungen (dass es überhaupt schwankt, beruht auf der Pendelbewegung der Kugel, die oft der vom Radargerät einkalkulierten Flugbewegung entgegen läuft). Wird als Testkörper ein Kugelpaar verwendet, so fluktuiert das Echo stark. Grösste Amplitudenunterschiede werden erreicht, wenn die beiden Kugeln gleich gross sind, da sich die beiden reflektierten Teilwellen durch Interferenz vollständig auslöschen oder summieren können. Je grösser der Unterschied zwischen den beiden Reflexionszentren ist, desto geringer ist der Einfluss des kleineren Elementes auf das Gesamtsignal (vgl. in den Abb. 1 und 2 die Darstellungen b und c).

Schwankungen der Echointensität bei automatisch verfolgten Vögeln

Die Problematik der an Vögeln durchgeführten Messungen liegt vor allem darin, dass die Werte von σq bei Vögeln nicht nur von der Entfernung und den entsprechenden Geräteparametern abhängig sind, sondern zusätzlich verschiedenen objektabhängigen oder apparativ bedingten Schwankungen unterworfen sind. Im Folgenden sollen die wirksamsten Effekte kurz charakterisiert und ihre Bedeutung für die Bestimmung absoluter Streuquerschnitte abgeschätzt werden.

1. Apparativ bedingte Schwankungen der Echointensität

1.1. Unruhige Verfolgung von Einzelvögeln oder Kleingruppen: Da die Steuerung der Radaranlage dem Bogenflug einzelner Vogelarten (z.B. Buchfink) bei geringer Entfernung nicht vollständig folgt, können zusätzliche Echofluktuationen entstehen, wenn sich der Vogel aus dem Strahlzentrum entfernt. Fliegen zwei oder drei Buchfinken im Strahl, so kann in Einzelfällen dieser Effekt noch verstärkt werden; bei grösseren Gruppen kompensieren sich jedoch vielfach die Intensitätsschwankungen der von verschiedenen Vögeln reflektierten Teilwellen, so dass die Amplitude der Echofluktuationen abnimmt (ähnlich wie dies unter Punkt 2.1. bezüglich der Flügelschlagmodulation festgestellt wird). Der Einfluss dieser Verfolgungsschwierigkeiten auf unsere Messungen ist gering, da praktisch nur die Minima der Signale davon betroffen werden, und auch diese nur bei geringer Entfernung der Ziele.

1.2. Wechsel des Schwerpunktes in grösseren Schwärmen: Wird ein Schwarm automatisch verfolgt, so sucht der Radarstrahl den momentanen Schwerpunkt des Schwarmes. Da dieser Schwerpunkt ständig wechselt, ergeben sich besonders bei

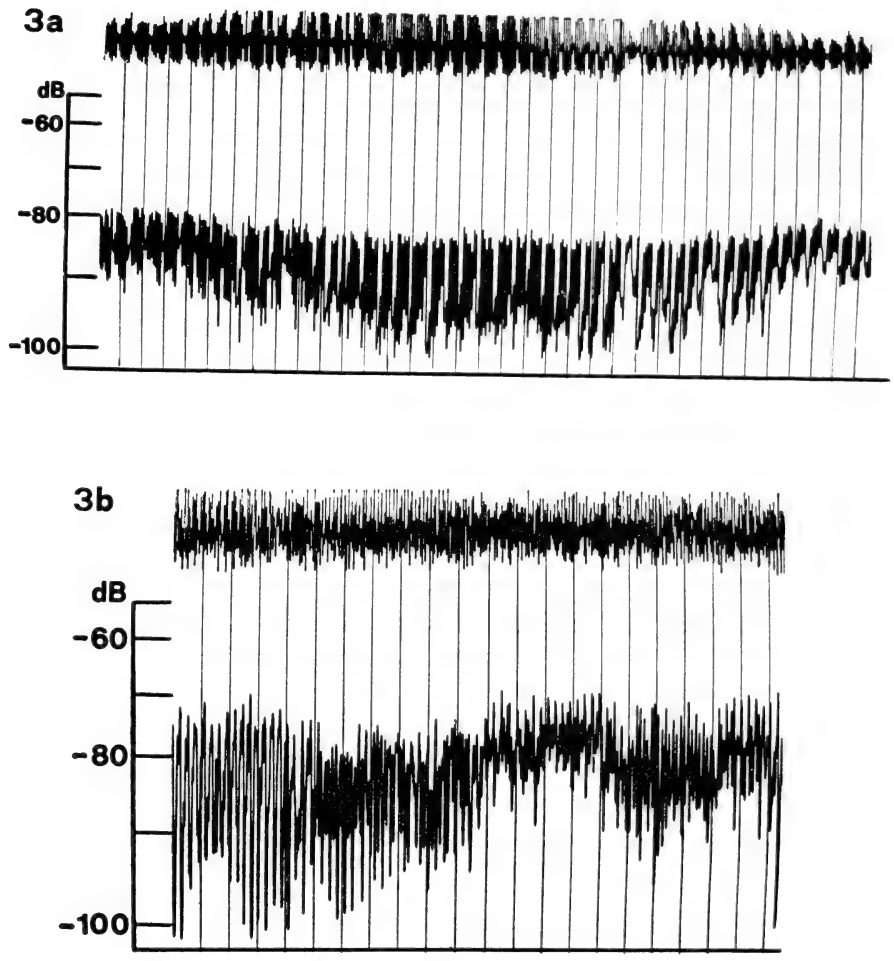


ABB. 3.

Streuquerschnittschwankungen von Einzelvögeln. Die relativen Streuquerschnittvariationen sind immer dann am grössten, wenn der absolute Streuquerschnitt am kleinsten ist. (Während des Echominimums wirken mehrere Teilwellen von ungefähr gleicher Intensität gegeneinander, was eine verstärkte Abhängigkeit von Formveränderungen mit sich bringt. Vgl. dazu die analogen Beobachtungen von Joss 1964 an den Streuquerschnitten schmelzender Eiskugeln). *a)* Echosignatur eines mittelgrossen Nachtziehers. Die Flügelschlagmodulation beträgt im Extremfall ca 18 dB. Beachte, dass die Maxima des Streuquerschnittes in der Mitte des Bildes um 4 dB tiefer liegen als am Rande (aspektbedingte Streuquerschnittvariationen). *b)* Echosignatur einer Rabenkrähe *(Corvus corone)*. Die aspektbedingten Variationen sind noch ausgeprägter als bei *a)*. Die Flügelschlagmodulation beträgt bis zu 30 dB. Die Kompliziertheit der Streuquerschnittvariationen wird im Signal der AVR_{DC} durch die Abschwächung der höheren Frequenzen vereinfacht, so dass die Flügelschlagfrequenz erkennbar wird.

lockeren Schwärmen, deren Ausdehnung grösser als das Impulsvolumen ist, langsame Pendelbewegungen des Strahles entsprechend den Schwerpunktverlagerungen im Schwarm. Dadurch werden Schwankungen der reflektierten Gesamtenergie hervorgerufen (vgl. Abb. 4). Aus den " Wellenbergen " des Gesamtsignals kann (bei bekannter Vogelart) die grösste Zahl der gleichzeitig im Impulsvolumen befindlichen Individuen ermittelt werden. Diese Zahl entspricht der Minimalgrösse des Schwarmes. Die „Wellentäler" entstehen in Randgebieten oder in Lücken des Schwarmes und sind deshalb nicht repräsentativ für den Gesamtschwarm.

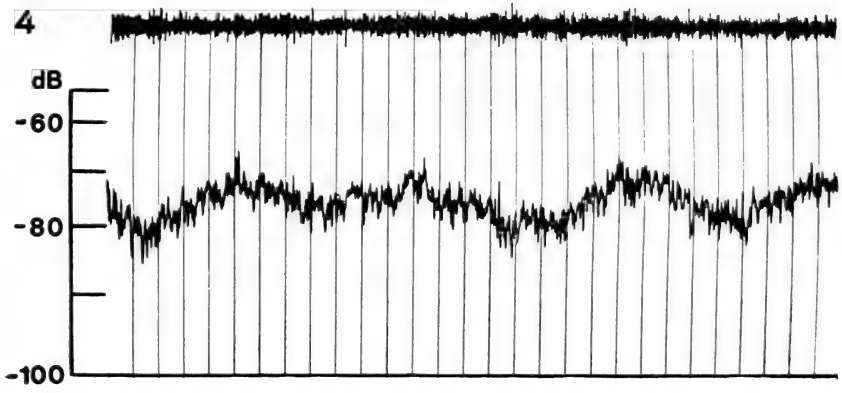


ABB. 4.

Signal eines grossen Vogelschwarmes (vermutlich Ringeltauben, *Columba palumbus ;* anhand des Streuquerschnittes berechnet auf mindestens 120 Stück) in einer Entfernung von 4 km. Da die Ausdehnung des Schwarmes das Impulsvolumen übersteigt, pendelt der Strahl auf dem Schwarm umher; das Gesamtsignal schwankt deshalb langsam auf und ab. Die relativen Streuquerschnittvariationen sind gemäss der grossen Zahl von Reflexionszentren äusserst gering.

2. OBJEKTBEDINGTE VARIATIONEN DES STREUQUERSCHNITTES

2.1. Durch Flügelschlagbewegungen verursachte Variationen : Vogelechos setzen sich aus mindestens zwei Teilwellen zusammen. Durch die Körperbewegungen des Vogels entstehen Phasenverschiebungen zwischen den zurückgestrahlten Teilwellen; daraus ergeben sich ähnliche Fluktuationen wie bei einem Kugelpaar. Das Ausmass der Schwankungen beträgt in Abb. 3a bis zu 18 dB, bei der Rabenkrähe *(Corvus corone)* in Abb. 3b sogar bis zu 30 dB (Faktor 1000 !). Sind mehrere Vögel an einem Echo beteiligt, so steigt die Fluktuationsfrequenz (vgl. Abb. 4), während die Amplitude der relativen Streuquerschnittvariationen abnimmt. Mit zunehmender Schwarmgrösse nähern sich deshalb die in unsern Messungen verwendeten Maxima asymptotisch dem mittleren Streuquerschnitt (vgl. auch BRUDERER 1969). Grössere Schwärme dürften aus diesem Grund gegenüber Einzelvögeln und Kleingruppen etwas unterschätzt werden.

2.2 Aspektbedingte Variationen: Gemäss den von EDWARDS und HOUGHTON (1959) und von HOUGHTON (1969) publizierten Polardiagrammen verschiedener Vögel variiert der Streuquerschnitt je nach Stellung der Körperachse relativ zur auftreffenden Wellenfront (vgl. Abb. 3). Der Unterschied zwischen Caudal- und Frontalansicht einerseits und Lateralansicht anderseits beträgt nach HOUGHTONS Angaben im Mittel 5-15 dB, im Extremfall sogar bis zu 25 dB. Da es sich dabei um Veränderungen des absoluten Streuquerschnittes handelt und nicht wie unter Punkt 2.1. um relative Schwankungen, sind sie für unsere Messungen von grösster Bedeutung (vgl. folgendes Kapitel).

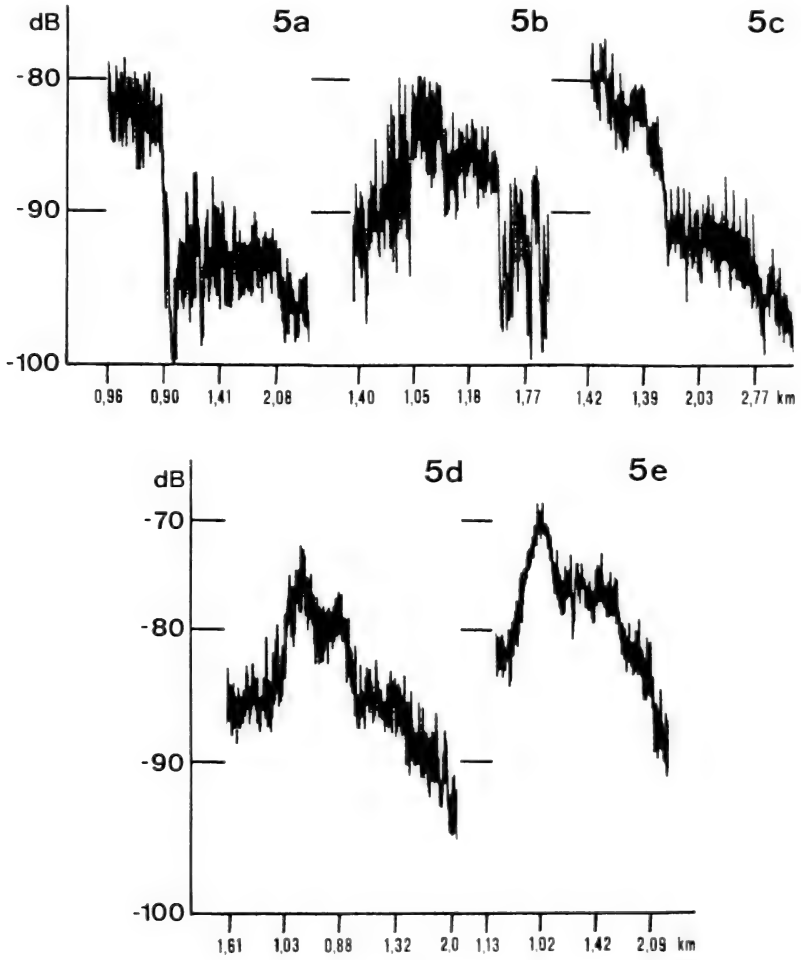


ABB. 5.

σq-Werte von Buchfinken *(Fringilla coelebs)* bei sehr rasch wechselndem Aspekt. Die Kilometer-Angaben auf der Abszisse entsprechen den in 30-Sekunden-Intervallen gemessenen Schrägentfernungen. *a)* 1 Expl. *b)* 1 Expl. *c)* 2 Expl. *d)* 4 Expl. *e)* 8 Expl.

Interpretation einzelner Messresultate unter Berücksichtigung der aspektbedingten Streuquerschnittvariationen

Bei Vögeln, die radial vom Gerät wegfliegen oder in grosser Entfernung und mit geringer Geschwindigkeit an der Radarstation vorbeifliegen, wechselt der Aspekt während der Registrierzeit nicht oder nur geringfügig; es entstehen leicht

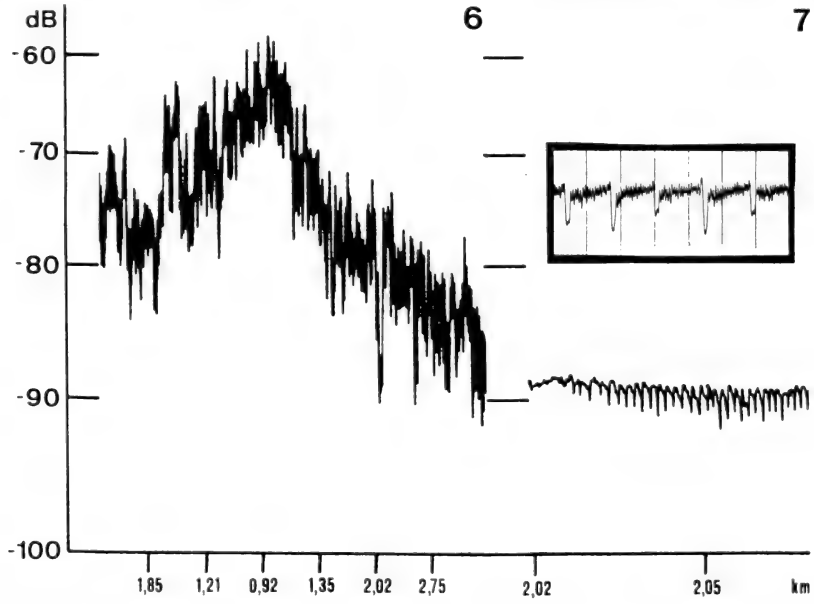


Abb. 6.

σq-Werte eines Mäusebussards *(Buteo buteo)*; gleiche Bedingungen und gleiche Darstellung wie in Abb. 5. Weitere Erläuterungen im Text.

Abb. 7.

Beispiel eines langsam (gegen den Wind) fliegenden Vogels aus dem Nachtzug. Der Aspekt des Vogels wechselt während der Registrierzeit (ca. 50 Sekunden) nicht. Der σq-Wert ist eindeutig messbar; der Streuquerschnitt kann genau berechnet werden. Unter Berücksichtigung der Achsenstellung des Vogels relativ zur auftreffenden Wellenfront kann ausgesagt werden, dass es sich um einen Kleinvogel handeln muss. Oben ein Ausschnitt mit vollem Frequenzgang in starker Dehnung (Zeitmarken = Sekunden).

interpretierbare Signale ohne Schwankungen des absoluten Streuquerschnittes (vgl. die Echosignatur eines kleinen Nachtziehers in Abb. 7).

Je grösser die Fluggeschwindigkeit ist und je näher der Flugweg an der Station vorbei führt, desto rascher wechselt die Stellung der Körperachse relativ zum Radargerät. Für die Demonstration der Streuquerschnittvariationen mit dem Aspekt (Abb. 5 und 6) wurde deshalb ein Tag ausgewählt, an dem die Vögel mit sehr starkem Rückenwind fliegen konnten und Zuggeschwindigkeiten (ground

speed) von rund 100 km/h erreichten. Die Flughöhe war bei den ausgewählten Objekten sehr konstant und betrug 700 bis 900 m (bei Nr. 5c 1200 m). Windrichtung und Flugrichtung der Vögel (und demzufolge auch „track "und „heading") stimmten nahezu überein [1]. Wenn deshalb in Abb. 8 die Projektionen der Flugwege aufgezeichnet sind, so ist daraus in jedem Punkt unmittelbar die Lage der Körper-

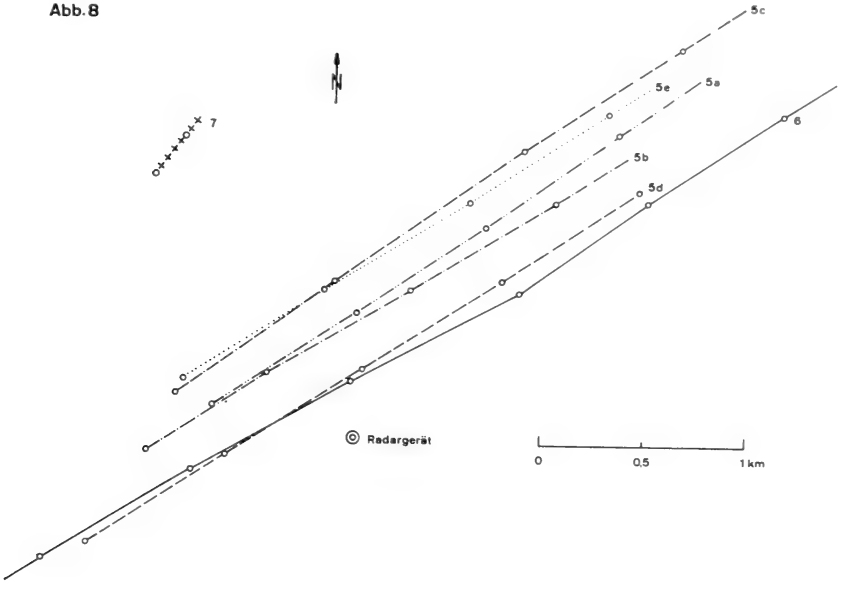


ABB. 8.

Flugwege der Vögel aus den Abbildungen 5 bis 7. Alle Schwärme und Einzelvögel zeigen die für den Frühlingszug im Schweizerischen Mittelland typische NE-Richtung; sie sind deshalb am Anfang der Aufzeichnung (links im Bild) jeweils von vorne sichtbar (Winkel 10-50° je nach Entfernung); am Schluss der Aufzeichnung (rechts oben) werden sie schräg von hinten angestrahlt (Winkel des Polardiagramms 165-175°).

achse relativ zum Radargerät ersichtlich. Dies gibt uns die Möglichkeit — unter Eliminierung des Distanzfaktor q — die Polardiagramme dieser Vögel darzustellen.

Aus den Polardiagrammen in Abb. 9 ergeben sich folgende Resultate:
Unsere Messungen an frei fliegenden Buchfinken *(Fringilla coelebs)* und Mäusebussarden *(Buteo buteo)* stimmen in allen wesentlichen Punkten mit den Labormessungen von EDWARDS und HOUGHTON (1959) und von HOUGHTON (1969) überein: Der grösste Streuquerschnitt trat regelmässig bei Lateralansicht auf[2]. Stärkste Schwankungen des Streuquerschnittes und oft auch die niedrigsten

[1] Flugwegberechnungen ausgeführt von P. Steidinger.
[2] Obwohl dies nicht in jedem Fall zu erwarten ist.

σ-Werte ergaben sich bei Aspekten schräg von vorne (25-70°) oder schräg von hinten (155-110°). Die Streuquerschnitte der Caudal- und Frontalansicht lagen im Mittel um ca. 8 dB tiefer als derjenige der Lateralansicht.

Anwendung der Resultate bei Vogelzugstudien

In den dargestellten Beispielen sind Anzahlen von 1, 2, 4 und 8 Kleinvögeln anhand des gesamten Kurvenverlaufes unterscheidbar; die Zunahme der Streuquerschnitte beträgt bei einer Verdoppelung der Individuenzahl im Mittel 2-4 dB.

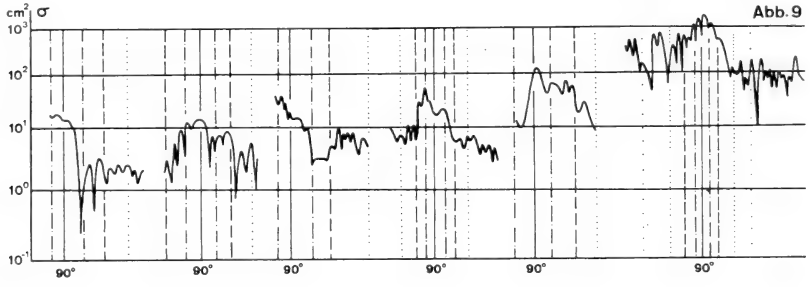


Abb. 9.

Distanzkorrigierte Streuquerschnitte (σ) der Vögel aus Abb. 5-6 (gleiche Reihenfolge wie dort). Der Einfluss des Faktors q ist eliminiert, so dass die Veränderungen des absoluten Streuquerschnittes unter verschiedenen Blickwinkeln sichtbar werden. Die vertikalen Linien markieren die Winkelgrade des Polardiagramms, wie sie in Abb. 8 gemessen werden können: ——90°; —.— 45° bezw. 135°; — — 25° bezw. 155°; ..... 15° bezw. 165°; ..... 10° bezw. 170°.

Veränderungen der atmosphärischen und möglicherweise auch gewisser apparativer Bedingungen von Tag zu Tag dürften die Genauigkeit der Messungen etwas herabsetzen (vgl. Eichmessungen). Bei der praktischen Arbeit während längerer Zugperioden darf mit der vorhandenen Anlage ungefähr bei Grössenunterschieden der Streuquerschnitte von 1: 3 (4-5 dB) mit gesicherten Aussagen gerechnet werden; d.h. dass Gruppen von 3, 10, 30 und 100 Vögeln einer bestimmten Art signifikant verschiedene Streuquerschnitte ergeben. Ist die Vogelart bekannt, so kann die Anzahl der am Schwarm beteiligten Individuen in erster Näherung berechnet werden, indem der mittlere Streuquerschnitt der einzelnen Tiere demjenigen der gewichtsaequivalenten Wasserkugel gleichgesetzt wird. Die Genauigkeit der Berechung kann gesteigert werden, wenn „track" und „heading" der Vögel berücksichtigt werden. Einzelvögel, die sich bezüglich ihres Gewichtes um einen Faktor 4 unterscheiden, ergeben gleichfalls Streuquerschnittunterschiede von rund 5 dB; d.h. dass Vögel von der Grösse eines Goldhähnchens, einer Gartengrasmücke, eines Stars, einer Waldschnepfe und einer Stockente eindeutig unterscheidbare Streuquerschnittkurven liefern.

Zusammenfassung

— Mit Hilfe der automatischen Verstärkungsregulierung (AVR) eines X-Band Radars wurden Echosignaturen frei fliegender Vögel auf Magnetband registriert.

— Anhand der raschen Echofluktuationen konnten Flügelschlagfrequenzen bestimmt werden.

— Die langsamen Intensitätsschwankungen wurden verwendet um absolute Streuquerschnitte und damit das ungefähre Gewicht von Einzelvögeln bezw. die Grösse von Vogelschwärmen zu ermitteln.

Résumé

— Le contrôle automatique du gain (CAG) d'un radar à bande X a été utilisé pour étudier les signatures d'échos produits par des oiseaux en vol. Les signaux ont été enregistrés sur bande magnétique.

— Les fluctuations rapides des échos donnent des informations sur la fréquence du battement d'ailes.

— Les lentes variations d'intensité sont une mesure pour le poids d'un oiseau seul ou bien pour la largeur d'une volée d'oiseaux.

Summary

1. AGC-signals of an X-band tracking radar were used to investigate radar cross-sections and their variations of birds in flight.

2. Two signals, one within a frequency-range from 0 to about 10 Hz and the other extending this range up to 200 Hz, were available. Both were recorded by magnetic tape.

3. Calibration of the equipment was carried out with metal spheres of known scattering cross-section.

4. Fluctuations of bird echoes caused by wing-beat movements may extend up to 30 dB. Relative variations of the cross-section are larger, when a bird is seen from an angle presenting a smaller cross-section. Similar fluctuations can be reproduced by a pair of spheres with a diameter ratio of 1:3 to 1:1.

5. Variations of the power received may also be caused by the equipment:

   a) If a single bird or a small group with irregular flight pattern passes near the station, the resolution of the radar is better than its tracking capability.

b) If a large flock with an extension larger than the pulse volume is tracked, the radar beam follows and extrapolates the position of the point of strongest reflection within the flock.

6. The variation of the cross-section with different aspects, i.e. the echoing area polar diagram was investigated. Measurements on free flying chaffinches *(Fringilla coelebs)* and the common buzzard *(Buteo buteo)* showed that exact calculations of track and heading are important informations for the interpretation of absolute radar cross-sections. In good agreement with laboratory-measurements of EDWARDS and HOUGHTON (1959) and HOUGHTON (1969) we found largest echoing areas when the birds were broadside-on to the radar. In caudal and frontal view the cross-section was reduced in the average by a factor of 6 (8 dB). Fastest changes and often also the smallest echoing areas occurred when the bird's body-axis was oblique with respect to the radar beam (bird aspects between 25° and 70° and between 155° and 110° respectively).

7. We see the following possibilities in applying our results to the investigation of bird migration and bird hazards to aircraft:

   a) Single birds and flocks of birds may easily be distinguished by means of rate and amplitude of echo fluctuations.

   b) Many species may be recognized by examining their wing-beat pattern and flight velocity as shown in a previous paper (BRUDERER 1969).

   c) By means of the average cross-section the size of bird-flocks and single birds may be estimated. The weight of an individual may be calculated with the approximation that the average cross-section of a bird corresponds to the cross-section of the water sphere with the same weight. In the same way it is possible to estimate the number of individuals in a flock of known bird species. The accuracy may often be improved if the cross-section of the species in question is compared with that of a known individual (e.g. chaffinch) with the same position of the body-axis in relation to the radar beam.

LITERATUR

BRUDERER, B. 1969. *Zur Registrierung und Interpretation von Echosignaturen an einem 3-cm-Zielverfolgungsradar.* Orn. Beob. 66: 70-88.

EDWARDS, J. and E. W. HOUGHTON, 1959. *Radar echoing area polar diagrams of birds.* Nature, 184, 1059.

HOUGHTON, E. W. 1969. *Radar track of two crows.* R.R.E. Memorandum No. 2483.

JOSS, J. 1964. *Die Bestimmung der Rückstreuquerschnitte von Eis-Wasser-Gemischen bei einer Wellenlänge von 5,05 cm.* Zs.angew.Mathematik u. Physik 15: 509-539.

N° 60. **A. Scholl** und **H. M. Eppenberger.** — Multiple Formen der Kreatin Kinase bei Fischen. (Mit 9 Textabbildungen und einer Tafel)

Zoologisches Institut der Universität Bern, Sahlistrasse 8, und Institut de Biochimie de l'Université de Neuchâtel.

Einleitung

Die Bedeutung von Genduplikationen für die Evolution ist in jüngster Zeit von verschiedenen Autoren diskutiert worden (Ohno, 1967; Ritter, 1968; Vesell, 1968; Watts, 1968; Watts und Watts, 1968). Konkrete Beispiele sind vorwiegend auf Enzymproteine beschränkt. Nach der üblichen Version wird durch Genduplikationen die Evolution neuer Enzyme ermöglicht unter gleichzeitiger Beibehaltung kritischer enzymatischer Funktionen. Angesichts des ubiquitären Vorkommens der Mehrzahl von Enzymen und der relativen Häufigkeit von Genomduplikationen (Atkin und Ohno, 1967; Ohno, 1967) dürfte allerdings die Evolution von Enzymen mit neuen Substrat*spezifitäten* weniger bedeutsam sein als die Entstehung von Enzymen mit neuen Substrat*affinitäten*.

Die von Hunter und Markert (1957) entwickelten Methoden zum Nachweis multipler Enzyme in Gewebeextrakten regten zu einer Fülle von Publikationen über die Heterogenität der Enzyme an. Es ist heute offensichtlich, dass die Existenz der Isoenzyme, chemisch verschiedener Proteine mit gleichartiger physiologischer Wirkung, ein allgemeines Charakteristikum zellulärer Organisation ist (Markert und Whitt, 1968).

Häufig, aber nicht ausschliesslich, sind Isoenzyme genetisch bedingt, d.h. auf die Anwesenheit mehrerer Gene rückführbar (Kaplan, 1968; Markert, 1968). Häufig dürfte es sich um homologe Enzyme handeln, die durch Genduplikationen entstanden. Ihr Selektionsvorteil dürfte darin bestehen, durch mutationsbedingte Abwandelbarkeit ihrer Substrataffinitäten organspezifischen Bedürfnissen Rechnung zu tragen. Für derartige Vorstellungen sind heute experimentelle Stützen nur an wenigen Enzymsystemen bekannt (z.B. Latner und Skillen, 1968). In der vorliegenden Arbeit ist deshalb beabsichtigt, am Beispiel der Kreatin Kinase die Muster multipler Formen von Enzymen bei verschiedenen Tierspezies zu vergleichen. Dabei scheint uns zunächst *die* Frage von besonderem Interesse, ob die Zahl elektrophoretisch unterscheidbarer Kreatin Kinase-Isoenzyme korre-

Wir danken Frau E. Perriard-Mathys herzlichst für ihre Assistenz. Die Arbeit wurde unterstützt von der Fritz Hoffmann-La Roche-Stiftung zur Förderung wissenschaftlicher Arbeitsgemeinschaften, dem Schweizerischen Nationalfonds und einem Kredit der Muscular Dystrophy Associations of America Inc.

liert ist mit variierenden Chromosomenzahlen und DNA-Gehalten der Genome der untersuchten Fische.

Methodisches

Wir verwendeten für unsere Untersuchungen je mindestens 10 ausgewachsene Tiere beiderlei Geschlechts der folgenden Arten: *Puntius schwanefeldi* (Schwanenfeld-Barbe), *Carassius auratus* (Goldfisch), *Salmo trutta f. fario* (Bachforelle), *Xiphophorus helleri* (Schwertträger). Unmittelbar nach der Tötung der Tiere wurden folgende Organe entnommen und in 3 Volumen 10% Saccharose homogenisiert: Herz, Hirn, Muskel, Magen, Darm, Gonaden, Leber, Niere. Nie wurden Organe mehrerer Tiere gepoolt. Von den Homogenaten gewannen wir durch Zentrifugation mitochondrienfreie Homogenatüberstände, die auf 1.5% Agaroseplatten (10 × 10 cm) aufgetrennt wurden. Bei jeder Spezies wurden verschiedene Puffersysteme im Trenngel verwendet (Veronal, pH 8.6, 0.02 M und 0.03 M und Citrat-NaOH-Puffer, pH 6.5, 0.01 M), ebenfalls variierten wir die Auftrennungszeit (20 Min. bis 2 Std. bei 30-40 mA). Die speziellen Versuchsbedingungen sind jeweils unter den entsprechenden Abbildungen angegeben. Bis zu diesem Präparationsschritt wurde unter Kühlraumbedingungen gearbeitet (4° C).

Zur Sichtbarmachung der Kreatin Kinasen auf den Trenngelen überschichteten wir nach beendeter Elektrophorese das Trenngel mit einem zweiten Gel, welches spezifische Reagentien zum Nachweis der Kreatin Kinase enthielt. Wir benutzten hiezu alternativ eine mehrfach ausführlich beschriebene Methode (Dawson et al., 1965, 1967; Scholl, 1969) oder eine Modifikation der Methode von Burger et al., 1964. In diesem Falle lagen die zur Sichtbarmachung der Kreatin Kinase notwendigen Reagentien im Detektorgel in folgenden Konzentrationen vor: Glycin-NaOH-Puffer, 0.2 M, pH 9.0; Mg^{++} 5 mM; ATP 3.3 mM; Phosphoenolpyruvat 2.4 mM; NADH 1.5 mM; Pyruvat-Kinase 20 mg/l; Lactat-Dehydrogenase 25 mg/l; Kreatin 4 g/l. Der Blindwert enthielt kein Kreatin.

Die mit dem Detektorgel überschichteten Trenngele wurden im Wärmeschrank bei ca. 40°C inkubiert und nach 30 und 60 Min. fotografiert. Hiezu wurden die mit dem Detektorgel überschichteten Elektrophoreseplatten auf Agfa-Lupex LN 1 Kopierpapier gelegt und von einer Camag-UV-Lampe (350 mμ) aus ca. 1 m Abstand belichtet.

Resultate

Bei der Schwanenfeld-Barbe (Fig. 1) konnten wir unter verschiedenen Auftrennungsbedingungen stets nur gesamthaft drei Isoenzymbanden beobachten. Diese Isoenzyme weisen organspezifische Verteilungsmuster auf. Nur in wenigen Fällen konnte in einem Organ die Anwesenheit aller drei Isoenzyme nachgewiesen werden. Nur drei Kreatin Kinasen scheinen auch verschiedene andere Cypriniden zu besitzen, Schleie, Rotauge, Alet und Gründling, wobei sich gegenüber der

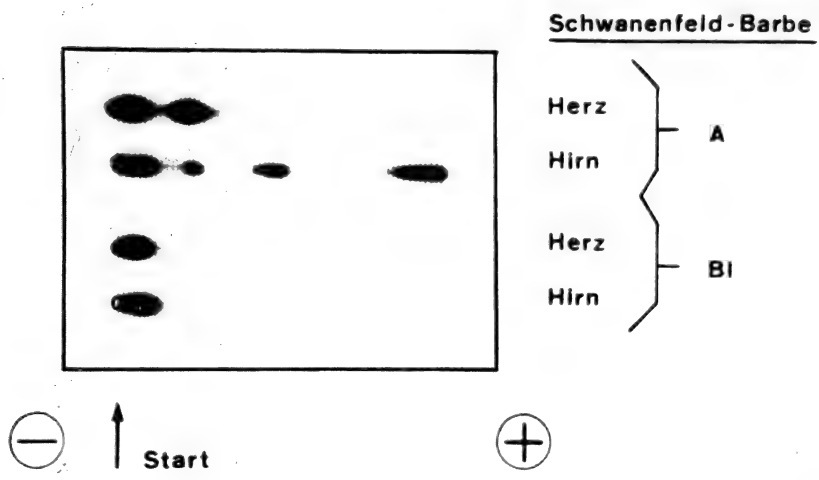


FIG. 1.

Kreatin Kinase-Isoenzymmuster der Schwanenfeld-Barbe. Fotografie einer Elektrophoreseplatte. In der mit „Start" bezeichneten Position wurden die Gewebeextrakte aufgetragen. Nach 75 Min. Elektrophorese bei 40 mA wurde eine spezifische Nachweisreaktion für Kreatin Kinase durchgeführt, obere Hälfte (A = Analyse) und die Farbreaktion ohne das spezifische Substrat, untere Hälfte (Bl = Blindwert). Die drei Positionen positiver Farbreaktion, die nur bei der Analyse auftreten, sind 3 Kreatin Kinase Isoenzyme der Barbe (Gelpuffer 0.03 M, pH 8.6; Enzymnachweis nach DAWSON et al. 1965).

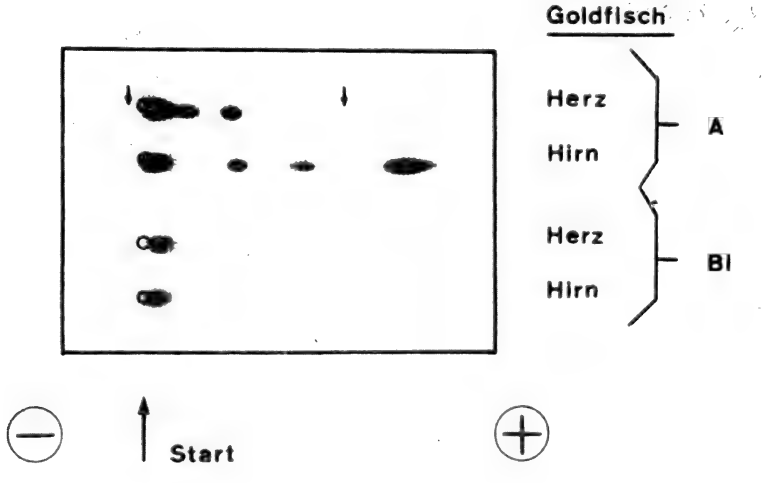


FIG. 2.

Kreatin Kinase-Isoenzymmuster des Goldfischs. Erläuterungen wie Fig. 1 (ausser: Elektrophoresedauer 60 Min.). Zusätzlich zu den vier erkennbaren Isoenzymbanden waren in Herzextrakten in den durch Pfeile gekennzeichneten Positionen zwei Isoenzyme geringer Aktivität anwesend, die sich in der Fotografie nicht wiedergeben liessen.

Schwanenfeld-Barbe Unterschiede in der relativen Wanderungsgeschwindigkeit und den organspezifischen Verteilungsmustern der Isoenzyme ergeben. Hierüber liegen allerdings erst Untersuchungen an wenigen Tieren jeder Art vor. Eine Ausnahme unter den Cypriniden bilden Karausche und Goldfisch, die durch eine erhöhte Zahl von Isoenzymbanden auffallen. Beim Goldfisch (Fig. 2) sind sechs Kreatin Kinasen nachweisbar, von denen allerdings zwei Banden geringerer Aktivität nicht bei allen Tieren beobachtet wurden (die Positionen dieser Banden sind in Fig. 2 durch Pfeile angegeben, man vergleiche damit Fig. 9). Auch hier

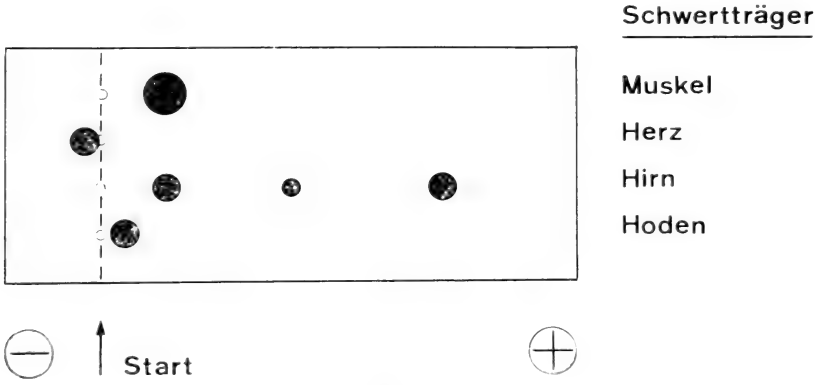


FIG. 3.

Schematische Darstellung der bei Schwertträgern gefundenen Kreatin Kinasen. Weitere Erläuterungen wie Fig. 1.

liegen wiederum organspezifische Verteilungsmuster vor; häufig ist in einem Organ jeweils nur eine Kreatin Kinase sichtbar, Herzextrakte zeigen dagegen stets mindestens drei Isoenzymbanden (s. auch Fig. 9).

Aehnlich komplexe Isoenzymmuster sind ebenfalls typisch für Schwertträger und Bachforellen. Beim Schwertträger waren maximal fünf Isoenzyme erkennbar (Fig. 3). Das in Hodenextrakten vorliegende Isoenzym konnte nur in diesem Gewebe nachgewiesen werden, dagegen findet sich in weiblichen Gonaden eine Isoenzymbande in der Position der Muskelbande.

Bei der Bachforelle konnten unter den rasch wandernden Isoenzymbanden drei Kreatin Kinasen unterschiedlicher elektrophoretischer Beweglichkeit beobachtet werden, von denen eine Bande in Hirn- und Gonadengewebe auftrat, während die zweite bei den untersuchten Organen nur in Gehirnextrakten auftrat. Die dritte Bande lag nur im Gonadengewebe vor (Fig. 4). Weiterhin war unter den üblichen Auftrennungsbedingungen in Darm- und Muskelextrakten eine deutlich positive Reaktion nahe der Auftragsstelle zu beobachten, die sich nach Verlängerung der Auftrennungszeit in fünf Isoenzymbanden auftrennen liess. Eines dieser Isoenzyme liegt in Darm- und Muskelgewebe vor. Je zwei Banden traten nur in

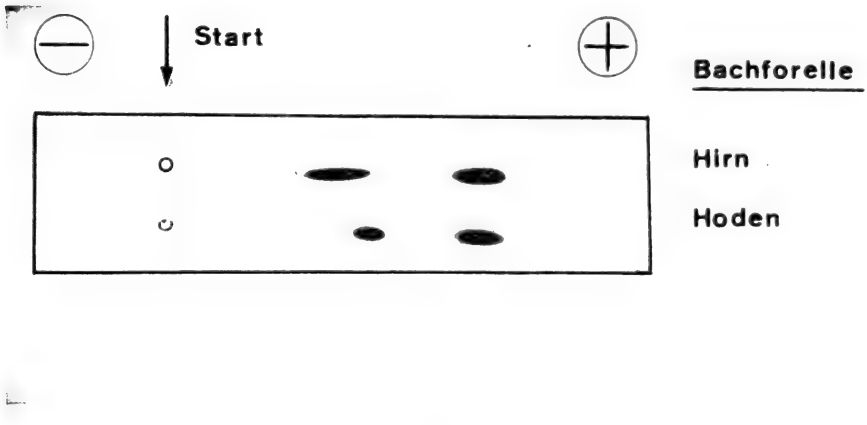


FIG. 4.

Elektrophoretische Auftrennung von Hirn- und Hodenextrakten der Bachforelle (Gelpuffer 0.03 M, pH 8.6. Auftrennung 75 Min. bei 40 mA). Positive Farbreaktion in drei verschiedenen Positionen kennzeichnet 3 Kreatin Kinase-Isoenzyme. (Die Blindwertreaktion war negativ.)

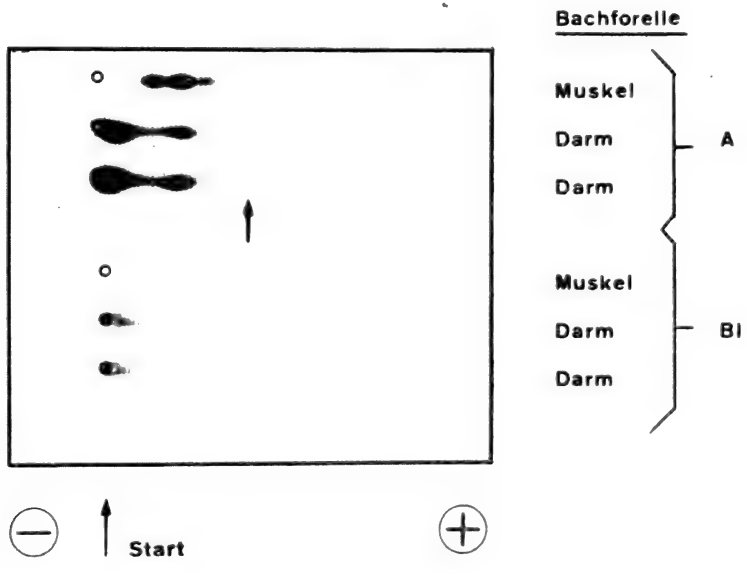


FIG. 5.

Elektrophoretische Auftrennung von Muskel- und Darmextrakten der Bachforelle (Gelpuffer 0.02 M (!), pH 8.6. Auftrennung 2 Std. (!) bei 40 mA). Positive Farbreaktionen in vier verschiedenen Positionen kennzeichnen 4 Kreatin Kinase-Isoenzyme. Ein weiteres Isoenzym geringer Aktivität ist in Darmextrakten vorhanden. Seine Position ist durch einen Pfeil markiert.

Darm- resp. Muskelextrakten auf (Fig. 5). Eines der Isoenzyme von Darmextrakten lag nur in sehr geringer Aktivität vor und liess sich auf der Fotografie der Elektrophoreseplatte nicht wiedergeben. Seine Position ist in Fig. 5 durch einen Pfeil markiert. Gesamthaft wurden bei der Bachforelle in den verschiedenen Organen acht Isoenzymbanden mit unterschiedlicher elektrophoretischer Mobilität beobachtet.

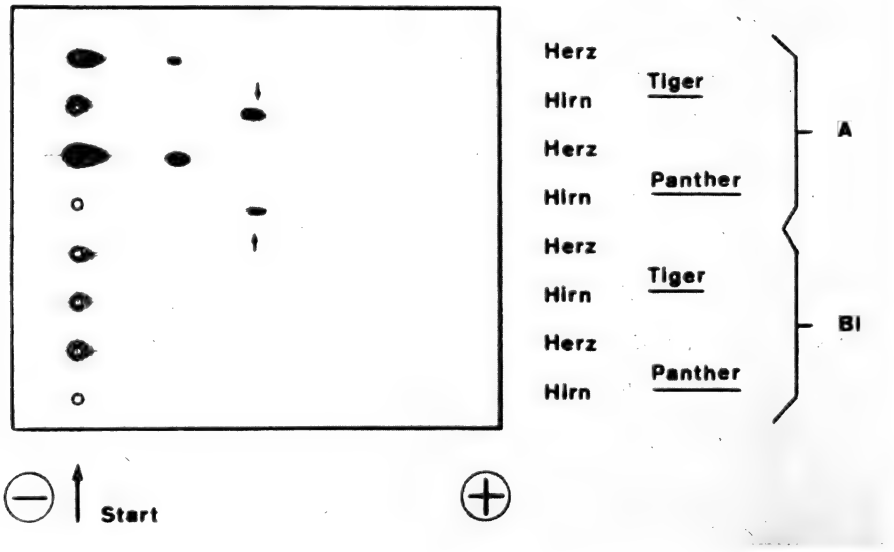


FIG. 6.

Kreatin Kinase-Isoenzymmuster von Tiger und Panther. Weitere Erläuterungen wie Fig. 1. Versuchsbedingungen: Gelpuffer 0.02 M, pH 8.6. 50 Min. Auftrennung bei 30 mA.

DISKUSSION

Die vorliegende Arbeit hat vergleichenden Charakter, deshalb seien den hier an Fischen erhobenen Befunden die Verhältnisse bei Säugern und Vögeln kurz vorangestellt. Multiple Formen der Kreatin Kinase wurden erstmals von BURGER et al. (1963) und EPPENBERGER et al. (1964) beobachtet. Die Autoren wiesen bei Säugern drei Isoenzyme nach. Drei Kreatin Kinasen scheinen für Säuger typisch zu sein (Fig. 6), ausser den hier dargestellten Spezies haben wir eine Reihe anderer Säuger untersuchen können (SCHOLL und EPPENBERGER, unpubl.) und im Einklang mit anderen Autoren (RICHTERICH et al., 1968) nie mehr als drei Isoenzyme beobachtet. Auf Grund von Untersuchungen an gereinigten Kreatin Kinasen (DAWSON et al., 1965; EPPENBERGER et al., 1967) kann die

molekulare Basis dieser Enzymheterogenität heute wie folgt gedeutet werden (Fig. 7): Es existieren zwei Gene mit der Information zur Synthese zweier verschiedener Polypeptide, subunit M und subunit B. Das enzymatisch aktive Protein ist aufgebaut aus zwei subunits, die gleichen Typs oder verschiedenartig sein können. Der molekulare Aufbau der drei Isoenzyme ist aus Fig. 7 ersichtlich.

Vögel weisen komplexere Isoenzymmuster auf (EPPENBERGER et al., 1968; DAWSON et al., 1968) (Fig. 8). Umfangreiche systematische Untersuchungen

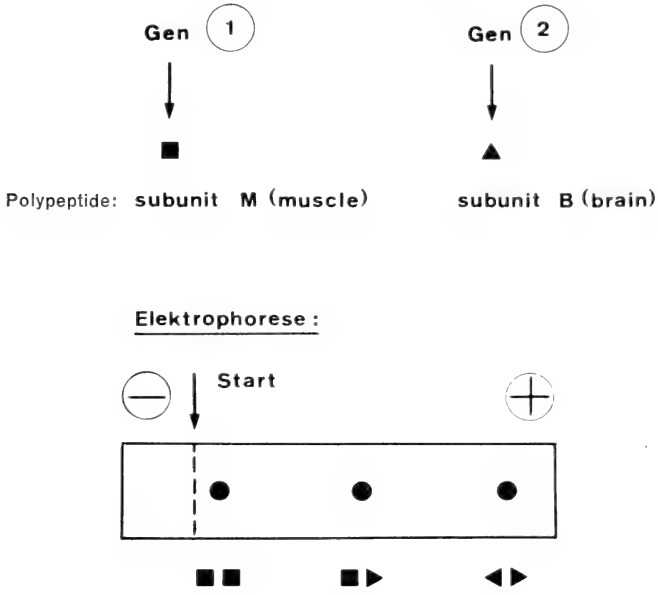


FIG. 7.

Schema zur Erläuterung der genetischen Grundlagen der Enzymheterogenität bei Säugern (s. Text).

ergaben bei allen Vögeln gesamthaft fünf Isoenzymbanden, von denen ein Isoenzym regelmässig nur in bestimmten Entwicklungsstadien der Skelettmuskulatur in Erscheinung tritt (SCHOLL und EPPENBERGER, 1969). Dieses Isoenzymmuster scheint ebenfalls nur auf der Anwesenheit zweier Kreatin Kinase-Gene zu beruhen, Die globale Aminosäurezusammensetzung isolierter Hirnenzyme vom Sperling und von der Haus-Taube hat weder beim Sperling noch bei der Taube signifikante Unterschiede ergeben. Sperlings- und Taubenenzym sind dagegen stark verschieden (DAWSON et al., 1968; EPPENBERGER und SCHOLL, in Vorbereitung). Auf Grund dieser und anderer Ergebnisse wurde diskutiert (KAPLAN, 1968; DAWSON et al., 1968; SCHOLL und EPPENBERGER, 1969), dass bei der Bildung der Tertiär- oder Quaternärstruktur des Proteines alternative thermodynamisch mögliche Konfigurationen bestehen können, die sich in unterschiedlichen Oberflächenladungen

des Proteins und bedingt dadurch unterschiedlichem Verhalten bei der Elektrophorese äussern.

Diese Verhältnisse zeigen im Hinblick auf die vorliegende Untersuchung, dass zwischen der Zahl elektrophoretisch unterscheidbarer Isoenzyme und der dieser Enzymheterogenität zugrunde liegenden genetischen Loci keine einfache

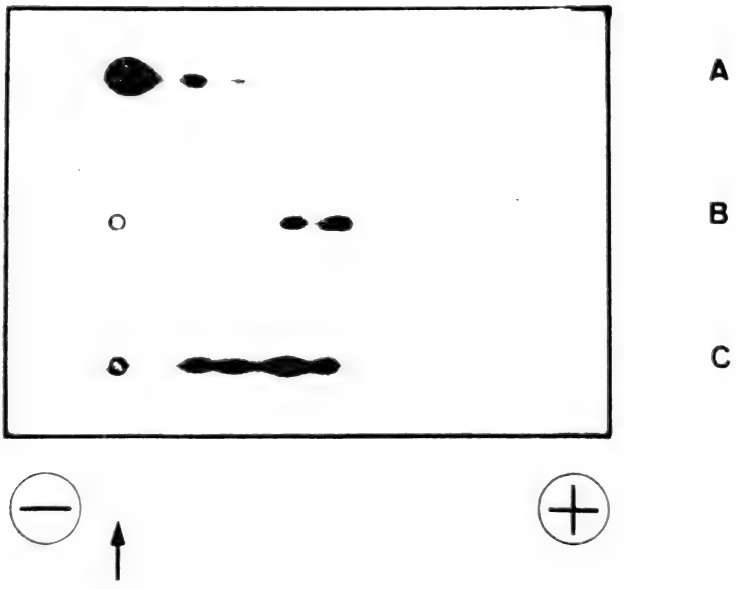


FIG. 8.

Kreatin Kinase-Isoenzymmuster der Hausente (A = Beinmuskel, adulte Ente; B = Hirn, adulte Ente; C = Beinmuskel, Entenembryo 13 Tage). Gesamthaft sind fünf Isoenzymbanden unterschiedlicher elektrophoretischer Beweglichkeit sichtbar. Während der Differenzierung der Skelettmuskulatur ändert sich das Isoenzymmuster dieses Gewebes.

Korrelation zu erwarten ist. Dennoch sei hier versucht, die Beobachtungen an Fischen als Ausdruck genetischer Variation zu interpretieren. Dies scheint unter den erwähnten Vorbehalten möglich. Einerseits liegen inzwischen ähnliche Untersuchungen über die Heterogenität anderer Enzyme bei Fischen vor (BAILEY et al., 1969; BENDER und OHNO, 1968; KLOSE et al., 1969; MASSARO und MARKERT, 1968), weiterhin sind bei den von uns untersuchten Fischspezies Chromosomenzahlen und relativer DNA-Gehalt der Genome bekannt (OHNO und ATKIN, 1966; OHNO et al., 1967), vgl. Tab. 1.

Das Isoenzymmuster der Barbe ähnelt den Verhältnissen bei Säugern. Man kann deshalb vermuten, dass es sich, wie bei Säugern, aus zwei genetisch verschiedenen subunits aufbaut. Allerdings fällt auf, dass die mittlere Bande nicht

intermediär zwischen den Extremformen lokalisiert ist. Hierin liegt ein Unterschied gegenüber den Säugerenzymen, bei denen unabhängig von den absoluten und relativen Wanderungsgeschwindigkeiten der Isoenzyme unter unseren Versuchsbedingungen die Position der Hybridbande stets in der Mitte zwischen beiden Extremformen anzutreffen war.

TABELLE I.

Chromosomenzahlen und relativer DNA-Gehalt der untersuchten Fischspezies
(Nach: OHNO et al. 1967 und OHNO und ATKIN 1966)

Art	Chromosomenzahl (2 n)	DNA-Gehalt [1]
Puntius schwanefeldi [2] *(Barbus = Puntius tetrazona)*	50	0.20
Carassius auratus	104±	0.53
Salmo trutta f.fario [2] *(Salmo irideus)*	60±	0.84
Xiphophorus helleri	48	0.24

[1] relativer DNA-Gehalt, bezogen auf den DNA-Gehalt menschlicher Leukozyten (♀).
[2] für Puntius schwanefeldi und Salmo trutta f.fario sind Angaben über Chromosomenzahlen und DNA-Gehalt nicht bekannt.

Das Genom von Goldfischen und Karpfen weist die doppelte Chromosomenzahl und auch einen doppelt so hohen DNA-Gehalt auf wie das Genom zweier *Puntius*-Arten (OHNO et al., 1967). Dieser Unterschied wird als Folge einer Genomduplikation gedeutet. Von *Puntius tetrazona* und *Puntius fasciatus*, den von OHNO und Mitarbeitern untersuchten Spezies, standen uns nur Jungtiere zur Verfügung, die sich infolge ihrer geringen Grösse für die Untersuchungen als ungeeignet erwiesen. Deshalb vergleichen wir hier *Puntius schwanefeldi* und *Carassius auratus* in der wohl berechtigten Annahme, das Genom von *Puntius schwanefeldi* gleiche bezüglich Chromosomenzahl und DNA-Gehalt anderen *Puntius*-Arten.

Es ist auffallend, dass Goldfisch und Karausche mehr Kreatin Kinase-Isoenzyme besitzen als andere Cypriniden. Dies trifft auch für multiple Formen der Lactat-Dehydrogenase und der Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase (KLOSE et al., 1969) zu und kann in Einklang mit den karyologischen Daten als Folge einer Genomduplikation und anschliessender Divergenz der duplizierten Gene gedeutet werden. In diesem Zusammenhang ist von besonderem Interesse, dass die Divergenz sich nicht nur in veränderter elektrophoretischer Mobilität äussert, sondern ebenfalls in organspezifischen Verteilungsmustern. Die zusätzlichen Banden der

Kreatin Kinase finden sich vorwiegend in Herzextrakten (Fig. 2, Fig. 9). Die zusätzliche Information der duplizierten Gene wird organspezifisch unterschiedlich genutzt. Dieser Vorstellung liegt die übliche Interpretation organspezifischer Isoenzymmuster als Ausdruck differentieller Genaktivitäten zugrunde.

Multiple Formen eines Enzyms können ausser auf verschiedenen Loci auch auf Allelen eines Gens beruhen (KAPLAN, 1968; MARKERT, 1968). Diese Möglichkeit war besonders für die Deutung der komplexeren Isoenzymmuster von Schwert-

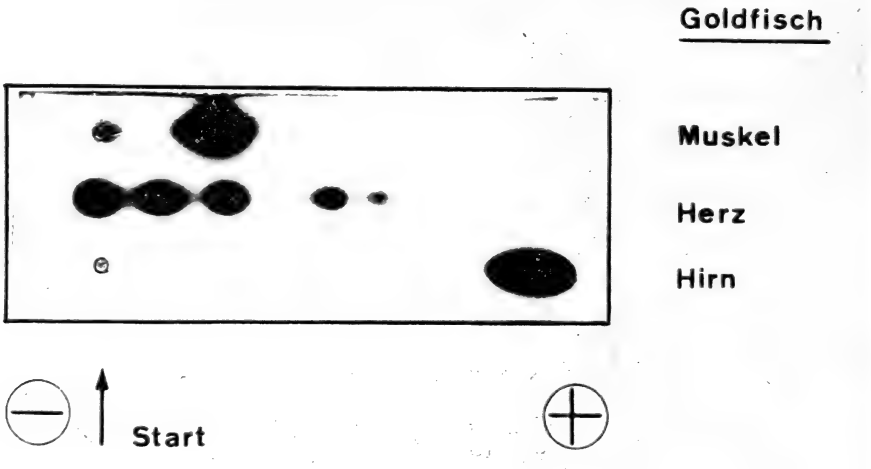


FIG. 9.

Organverteilungsmuster der Kreatin Kinasen beim Goldfisch. Es ist zu beachten, dass nur das Herzgewebe eine hohe Isoenzymzahl aufweist. Elektrophorese 60 Min. bei 40 mA. Gelpuffer 0.02 M, pH 8.6. Enzymnachweis nach BURGER et al., 1964.

träger und Bachforelle zu prüfen, Zuchtformen, bei denen selbst die Einkreuzung anderer Arten möglich ist. In diesem Fall wären polymorphe Bandenmuster zu erwarten (SCOPES und GOSSELIN-REY, 1968), was bei beiden Spezies nicht zutraf. Ausser Bachforellen wurden verschiedene andere Salmoniden untersucht. Das Isoenzymmuster von Regenbogenforellen ist praktisch identisch mit dem der Bachforelle. Ebenso sind die Muster von Felchen und Aeschen sehr ähnlich.

Diese Heterogenität könnte bedingt sein durch vier Kreatin Kinase-Loci. Durch die Bildung homo- und heterodimerer Enzymproteine würde man dann zehn Isoenzymvarianten unterschiedlichen molekularen Aufbaues erwarten. Dass bei der Bachforelle nur acht Enzymbanden beobachtet wurden, ist schon allein deshalb kein Widerspruch, weil Varianten verschiedenen molekularen Aufbaues gleiche elektrophoretische Mobilität haben können (GOLDBERG, 1966).

Das Forellengenom wird auf Grund karyologischer Vergleiche mit Clupeidengenomen als tetraploid angesehen (KLOSE et al., 1968). Wir möchten hiezu bemerken, dass neuen Systemvorschlägen zufolge (GREENWOOD et al., 1966) Clupeiden und Salmoniden entferntere phylogenetische Verwandtschaft zeigen, als in der üblichen Systematik der Fische (BERG, 1958) zum Ausdruck kommt. GREENWOOD und Mitarbeiter gliedern die rezenten Teleosteer in drei Abteilungen, die unabhängig von einander aus pholidophoroiden Holosteern evoluierten. Clupeiden und Salmoniden sind in dieser Systematik unter zwei verschiedenen Abteilungen eingereiht. Bei nahe verwandten Spezies können sich schon grosse karyologische Unterschiede ergeben (MURAMOTO et al., 1968). Trotzdem ist es auffallend, wie sehr bei Salmoniden und Clupeiden biochemische Befunde (KLOSE et al., 1968) die karyologischen Daten ergänzen. Wir haben ebenfalls bei Clupeiden sehr einfache Kreatin Kinase-Isoenzymmuster (Säugertyp) festgestellt. Diese Ergebnisse sind hier nicht ausführlich mitgeteilt, weil sie sich bisher nur auf Tiermaterial stützen, das längere Zeit tiefgefroren aufbewahrt wurde. Unter diesen Bedingungen können sich nach unseren Erfahrungen Isoenzymmuster insofern ändern, als durch an sich geringfügigen Verlust von Enzymaktivität Isoenzymbanden geringerer Intensität verschwinden können.

ZUSAMMENFASSUNG

Durch elektrophoretische Auftrennung von Organextrakten und spezifische Anfärbung von Kreatin Kinasen werden bei verschiedenen Fischspezies sehr unterschiedliche Kreatin Kinase-Isoenzymmuster nachgewiesen. Im allgemeinen weisen die untersuchten Fischarten mehr Isoenzymbanden auf als Säuger und Vögel, was den Schluss nahelegt, dass bei diesen Fischarten mehr Kreatin Kinase-Strukturgene vorhanden sind. Die Ergebnisse stehen in Einklang mit aus der Literatur bekannten Daten über die Varianz von Chromosomenzahlen und DNA-Gehalten der Fischgenome. Es wird angedeutet, dass das methodische Vorgehen geeignet ist zum Studium molekularer Aspekte der Evolution.

SUMMARY

Electrophoretic separation of tissue-extracts from several fish-species and specific staining for creatine kinase activity reveals a great heterogeneity of creatine kinases in fish. In comparison to mammals and birds more isoenzymes can be distinguished in some species. This suggests that in these fishes more genes for creatine kinase are present than in birds and mammals. These results are in good agreement with comparative data on chromosome complements and DNA-values of fishes. It is pointed out that the methods applied are useful for studies of molecular aspects of evolution.

LITERATURVERZEICHNIS

ATKIN, N. B. and S. OHNO. 1967. *DNA values of four primitive chordates.* Chromosoma (Berl.) 23: 10-13.

BAILEY, G. S., G. T. COCKS and A. C. WILSON, 1969. *Gene duplication in fishes: malate dehydrogenases of salmon and trout.* Biochem. biophys. Res. Communs. 34: 605-612.

BENDER, K. and S. OHNO. 1968. *Duplication of the autosomally inherited 6-phosphogluconate dehydrogenase gene locus in tetraploid species of cyprinid fish.* Biochem. Genet. 2: 101-107.

BERG, L. S. 1958. *System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische.* VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin.

BURGER, A., M. EPPENBERGER, U. WIESMANN und R. RICHTERICH. 1963. *Isoenzyme der Kreatin Kinase.* Helv. Physiol. Acta 21: C6-C10.

— R. RICHTERICH und H. AEBI. 1964. *Die Heterogenität der Kreatin Kinase.* Biochem. Z. 339: 305-314.

DAWSON, D. M., H. M. EPPENBERGER, and M. E. EPPENBERGER. 1968. *Multiple molecular forms of the creatine kinases.* Ann. N.Y. Acad. Sci. 151: 616-626.

— H. M. EPPENBERGER, and N. O. KAPLAN. 1965. *Creatine kinase: Evidence for a dimeric structure.* Biochem. biophys. Res. Communs. 21: 346-353.

— H. M. EPPENBERGER, and N. O. KAPLAN. 1967. *The comparative enzymology of creatine kinases. II. Physical and chemical properties.* J. biol. Chem. 242: 210-217.

EPPENBERGER, H. M., D. M. DAWSON, and N. O. KAPLAN. 1967. *The comparative enzymology of creatine kinases. I. Isolation and characterization from chicken and rabbit tissues.* J. biol. Chem. 242: 204-209.

— M. EPPENBERGER, R. RICHTERICH, and H. AEBI. 1964. *The ontogeny of creatine kinase isozymes.* Dev. Biol. 10: 1-16.

— M. E., H. M. EPPENBERGER, and N. O. KAPLAN. 1967. *Evolution of creatine kinase.* Nature 214: 239-241.

GOLDBERG, E. 1966. *Lactate dehydrogenase of trout: Hybridization in vivo and in vitro.* Science 151: 1091-1093.

GREENWOOD, P. H., D. E. ROSEN, S. H. WEITZMAN, and G. S. MYERS. 1966. *Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms.* Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 131: 339-455.

HUNTER, R. L. and C. L. MARKERT. 1957. *Histochemical demonstration of enzymes separated by zone electrophoresis in starch gels.* Science 125: 1294-1295.

KAPLAN, N. O. 1968. *Nature of multiple molecular forms of enzymes.* Ann. N.Y. Acad. Sci. 151: 382-399.

KLOSE, J., U. WOLF, H. HITZEROTH, H. RITTER, N. B. ATKIN, and S. OHNO. 1968. *Duplication of the LDH gene loci by polyploidization in the fish order clupeiformes.* Humangenetik 5: 190-196.

— U. WOLF, H. HITZEROTH, H. RITTER, and S. OHNO. 1969. *Polyploidization in the fish family cyprinidae, order cypriniformes. II. Duplication of the gene loci coding for lactate dehydrogenase (E. C.: 1.1.1.27) and 6-phosphogluconate dehydrogenase (E. C.: 1.1.1.44) in various species of cyprinidae.* Humangenetik 7: 245-250.

LATNER, A. L. and A. W. SKILLEN. 1968. *Isoenzymes in biology and medecine.* Academic Press, New York and London.

MARKERT, C. L. 1968. *The molecular basis for isozymes.* Ann. N.Y. Acad. Sci. 151: 14-40.

— and G. S. WHITT. 1968. *Molecular varieties of isozymes.* Experientia 24: 977-991.

MASSARO, E. J. and C. L. MARKERT. 1968. *Isoenzyme patterns of salmonid fishes : evidence for multiple cistrons for lactate dehydrogenase polypeptides.* J. exp. Zool. 168: 223-238.

MURAMOTO, J., S. OHNO and N. B. ATKIN. 1968. *On the diploid state of the fish order ostariophysi.* Chromosoma (Berl.) 24: 59-66.

OHNO, S. 1967. *Sex chromosomes and sex-linked genes.* Vol. I. Monographs on Endocrinology. Springer, Berlin-Heidelberg-New York.

— and N. B. ATKIN. 1966. *Comparative DNA-values and chromosome complements of eight species of fishes.* Chromosoma (Berl.) 18: 455-466.

— J. MURAMOTO, L. CHRISTIAN, and N. B. ATKIN. 1967. *Diploid-tetraploid relationship among old-world members of the fish family cyprinidae.* Chromosoma (Berl.) 23: 1-9.

RICHTERICH, R., U. WIESMANN and B. CANTZ. 1968. *Comparative studies on creatine kinase and its isoenzymes.* In: Homologous enzymes and biochemical evolution, N. van Thoai and J. Roche, editors. Gordon and Breach, New York.

RITTER, H. 1968. *Zur transspezifischen Evolution von Proteinen.* Humangenetik 5: 173-189.

SCHOLL, A. 1969. *Nachweis hoher Aktivitäten von Kreatin Kinase bei dem Chaetognathen Sagitta setosa.* Experientia 25: 216-217.

— and H. M. EPPENBERGER. 1969. *New creatine kinase isoenzymes in birds. Distribution among avian orders, tissue-specific patterns and their appearance in ontogeny.* Experientia 25: 794-796.

SCOPES, R. K. and C. GOSSELIN-REY. 1968. *Polymorphism in carp muscle creatine kinase.* J. Fish. Res. Bd. Canada 25: 2715-2716.

VESELL, E. S. 1968. *Multiple molecular forms of enzymes.* Introduction. Ann. N.Y. Acad. Sci. 151: 5-13.

WATTS, D. C. 1968. *Variation in Enzyme structure and function : The guidelines of evolution.* Adv. comp. Physiol. Biochem. 3: 1-91.

— R. L. and D. C. WATTS. 1968. *Gene duplication and the evolution of enzymes.* Nature 217: 1125-1130.

COMMUNICATION
FAITE A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE,
TENUE A BERNE LES 22 ET 23 MARS 1969

MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN
ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN BERN DEN 22. UND 23. MÄRZ 1969

N° 61. **J. Wehrlin** und **B. Tschanz.** — Cliff-Response bei Trottellummen *(Uria aalge)* [1] [2] [3] (Mit 11 Abbildungen)

Abteilung für Verhaltensforschung des Zoologischen Institutes der Universität Bern, Feldstation Röst, Norwegen

EINLEITUNG UND PROBLEMSTELLUNG

Alken sind hochspezialisierte Meervögel. Nur zur Erledigung der Brutgeschäfte wird Land aufgesucht. Auf den Vogelbergen von Röst, an der Südspitze der Lofoten, leben vier Alkenarten nebeneinander. Tordalke (*Alca torda*), Papageitaucher (*Fratercula arctica*) und Gryllteiste (*Cepphus grylle*) brüten in gut geschützten Höhlen oder Halbhönlen. Anders die Trottellumme. Sie bevorzugt die oft sehr schmalen Gesimse der steil ins Meer abfallenden Felswände. Eine wenige dm² grosse, aus der Wand herausragende Platte genügt, um erfolgreich ein Ei auszubrüten und ein Küken aufzuziehen (*Abb. 1*).

Die Lumme baut kein Nest. Ein grosses Ei wird auf die blosse Felsunterlage gelegt.

Die nach einem Monat Brutzeit schlüpfenden Küken wachsen also auf äusserst exponierten Brutplätzen auf. Es interessiert uns die Frage, ob und in welcher Weise sie an diese besonderen Verhältnisse angepasst sind.

METHODEN UND ERGEBNISSE

In einem ersten Teil der Arbeit wurden in den Kolonien von Helgoland und Röst eingehende Feldbeobachtungen durchgeführt. Anschliessend konnten die im Feld gemachten Beobachtungen mit im Brutkasten ("La Nationale") ausgebrüteten Küken experimentell überprüft und analysiert werden.

[1] Mit Unterstützung der Hescheler Stiftung und des Schweiz. Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

[2] Vorläufige Mitteilung.

[3] Den Herren Prof. Dr. G. Wagner (Bern) und Dr. F. Goethe, Dr. G. Vauk und F. Gräfe (Vogelwarte Helgoland) sei herzlich für all ihre wertvolle Hilfe gedankt.

In den Sommermonaten 1966-68 gelang es, insgesamt 290 Eier auszubrüten. Die geschlüpften Küken wurden in einer speziellen Wärmeanlage aufgezogen und mit Sprotten (*Clupea sprattus*) gefüttert.

A. Feldbeobachtungen

Wie die Feldbeobachtungen zeigen, sind Lummenküken äusserst stark an die Eltern gebunden. 95% ihrer ersten Lebenstage verbringen sie geschützt unter einem der beiden Altvögel. Auch nicht gehuderte Tiere sind relativ selten absturzgefährdet. Ihr Bewegungsraum ist durch die Felswand und den immer anwesenden, meerseits stehenden Altvogel stark begrenzt.

Vom Elter verlassene Tiere zeigen ein auffallendes Verhalten. Sie weichen sofort und immer vom Abgrund weg zur Felswand zurück. Es scheint also auch eine starke Bindung an die Wand zu bestehen. Dies zeigte sich besonders deutlich bei zwei Paaren, die, was selten geschieht, ganz aussen an der Kante brüteten. Ihre Küken benutzten jede Gelegenheit, um den Eltern zu entweichen und sich nach hinten an die Wand zu begeben. Am ersten Tag bereits reagierten sie in dieser Weise.

Abb. 1.

Besonders exponierter Brutplatz im Helgoländer Lummenfelsen

Auch dem Brutkasten entnommene, unerfahrene, 3 tägige Küken weichen, an einen Abgrund gesetzt, von diesem weg zur Wand zurück.

Was für Faktoren sind für dieses Verhalten verantwortlich ?

B. Negative Phototaxis

Auf der Insel Vedöy durchgeführte Helligkeitsmessungen zeigen, dass von aussen her mindestens viermal soviel Licht auf die Gesimse einfällt, wie von der Wandseite her. Dies trifft zu allen Tageszeiten und bei verschiedenen Wetterbedingungen zu (Abb. 2).

Wir prüfen die Reaktion junger Lummenküken auf solche Helligkeitsunterschiede im folgenden Versuch.

Versuch I: Eine rhombusförmige Kiste ist diagonal in zwei Hälften geteilt. Die Helligkeitsverhältnisse sind den im Feld beobachteten Bedingungen ange-

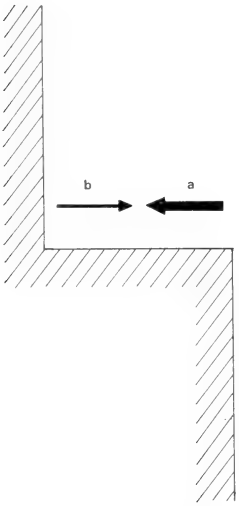


ABB. 2.

Helligkeitsverhältnisse auf verschiedenen Brutplätzen. Von aussen (a) trifft mindestens viermal soviel Licht auf den Brutplatz wie von der Wandseite (b) her

	a	*b*
minimale Werte	2 800 Lux	700 Lux
maximale Werte	88 000 Lux	2 100 Lux
Mittel von 16 Plätzen	19 000 Lux	1 300 Lux

passt. In der hellen Ecke werden 5600 Lux, in der dunkeln 1400 Lux gemessen (*Abb. 3*). Alle andern Faktoren sind konstant gehalten. Einseitige akustische Einwirkungen werden ausgeschaltet, indem wir die Anordnung zwischen den Versuchen um 180° drehen. Die Temperatur beträgt überall 26° C. Acht Küken werden spätestens eine Stunde nach dem Schlüpfen in die 8 cm breite, neutrale Mittelzone gesetzt und während 60 Min. beobachtet. Wir halten Blickrichtung (a) und Aufenthaltsort (b) des Tieres fest.

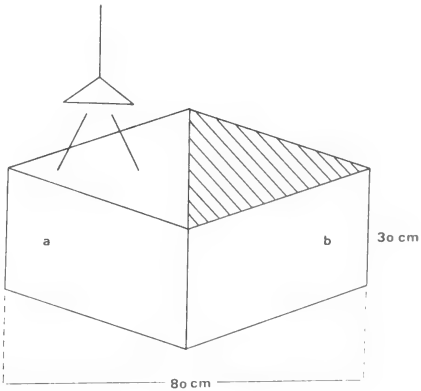


ABB. 3.

Versuchsanordnung für den Phototaxisversuch a 5 600 Lux b 1 400 Lux
Beschreibung im Text

Ergebnis: Die noch recht unbeweglichen Küken blicken zunächst in der ganzen Versuchsanordnung umher. Nach zehn bis zwanzig Minuten verlassen sie die neutrale Mittelzone und verschieben sich auf die dunkle Ecke zu (*Abb. 4*). Zur Beurteilung des Versuchs wird der Mittelwert von a (Blickrichtung) und (b) (Aufenthaltsort) berechnet. Wir erhalten 65,4% der Beobachtungszeit für dunkel, 15,6% für hell (Rest neutrale Mittelzone). Es ist eine deutlich negative Phototaxis festzustellen ($P < 0{,}01$).

C. THIGMOTAXIS

Lummen sind Kontakttiere im Sinne Hedigers (HEDIGER 1941). Meist sitzen sie beim Brüten dicht gedrängt, Körper an Körper. Besonders kontakt-

bedürftig sind die Küken, vor allem an Schnabelansatz und den seitlichen Kopfpartien. Wilde Küken beruhigen sich sogleich, wenn ihnen mit zwei Fingern Kontakt an diesen Körperstellen geboten wird. TSCHANZ (1968) weist das Kontaktbedürfnis junger Lummenküken durch Aktivitätsaufnahmen nach. Küken, denen man schlechte Kontaktmöglichkeit bietet, sind äusserst unruhig. Sie zeigen höhere und vielfältigere Aktivitäten als solche, die einkuscheln können. Auf dieser Feststellung beruht der folgende Versuch.

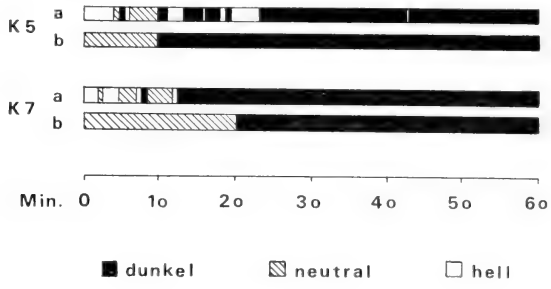


ABB. 4.

Zwei Beispiele zum Verlauf des Phototaxisversuches
K 5 = Küken 5 a = Blickrichtung
K 7 = Küken 7 b = Aufenthaltsort

Versuch II: Bei acht dreitägigen Küken werden während je 30 Min. unter den folgenden vier verschiedenen Aussenbedingungen Aktivitätsaufnahmen gemacht:

A. Hell/ohne Kontakt: 5500 Lux. Schlechte Kontaktmöglichkeit mit den glatten, senkrechten Wänden der Versuchsanordnung (Quadratische Kiste, 50 × 50 × 45 cm).

B. Dunkel/ohne Kontakt: 1 Lux. Alle Bewegungen des Tieres können aus 2 m Entfernung gut wahrgenommen werden. Kontaktmöglichkeit wie A.

C. Hell/mit Kontakt: 5500 Lux. Gute Kontaktmöglichkeit mit der Hand des Beobachters. Um mit den vorangehenden Versuchen vergleichbare Temperaturverhältnisse zu schaffen, wird diese mit einem Lederhandschuh isoliert und die Raumtemperatur recht hoch, auf 26° C gehalten. Dem Tier wird nicht am ganzen Körper, sondern lediglich an Kopf und Hals Kontakt geboten. Wärmestauungen dürften dadurch weitgehend ausgeschlossen werden.

D. Dunkel/mit Kontakt: 1 Lux. Kontaktmöglichkeit wie C.

Ergebnisse: Wie *Abb. 5* zeigt, können die Ergebnisse wie folgt zusammengefasst werden.

1. Grösste Aktivität bei hell/ohne Kontakt (A).
2. Deutlicher Abfall zu dunkel/ohne Kontakt (P=0,01) (B).
3. Weiterer Abfall zu hell/mit Kontakt (P=0,01) (C).
4. Weiterer Abfall zu dunkel/mit Kontakt (D). Dieser kann allerdings nicht mehr statistisch gesichert werden.

Vergleichen wir die Bedingungen A + C (a) mit B + D (b), d.h. hell mit dunkel, so stellen wir eine deutlich verminderte Aktivität bei Dunkelheit fest.

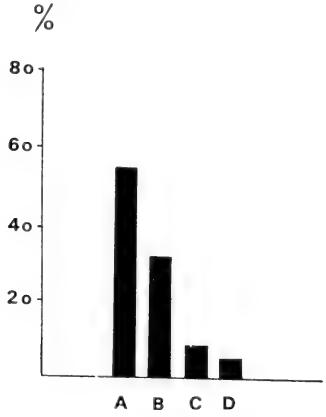


ABB. 5.

Gesamtaktivität von acht Lummenküken bei vier verschiedenen Aussenbedingungen
A. hell / ohne Kontakt
B. dunkel / ohne Kontakt
C. hell / mit Kontakt
D. dunkel / mit Kontakt

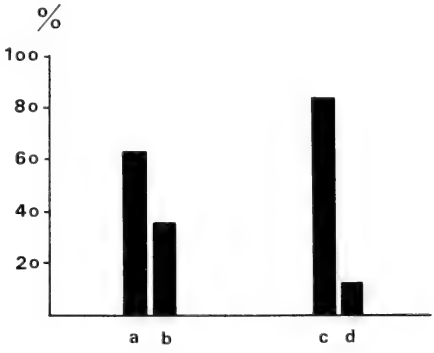


ABB. 6.

Gesamtaktivität von acht Lummenküken bei verschiedenen Aussenbedingungen
a (hell) > b (dunkel)
c (ohne Kontakt) > d (mit Kontakt)
c—d > a—b: Kontakt wichtiger als Dunkelheit.

Das schon früher festgestellte Dunkelheitsbedürfnis wird auf diese Weise bestätigt (P=0,01) (*Abb. 6*).

Vergleichen wir die Bedingungen A + B (c) mit C + D (d), „ohne Kontakt" mit „Kontakt", so finden wir eine starke Aktivitätsverminderung, wenn den Küken gute Kontaktmöglichkeit geboten wird (*Abb. 6*).

Schliesslich zeigt der Vergleich der Differenzen a-b und c-d einen statistisch gesicherten Unterschied (P=0,01) (*Abb. 6*). Bei den gewählten, möglichst natürlichen Versuchsbedingungen ist Kontakt wichtiger als Dunkelheit. Dies stimmt mit den Erfahrungen überein, die im täglichen Umgang mit den Tieren gemacht werden können.

Das ausgeprägte Kontaktbedürfnis der Lummenküken dürfte vor allem bei der starken Bindung an den Altvogel von Bedeutung sein. Es könnte aber auch

bei der Bindung an den Brutplatz eine Rolle spielen, wenn das Küken Kontakt mit der Wand und andern Strukturen auf dem Gesimse sucht.

D. Erkennen und Meiden des Abgrundes

Ueber das Problem der Raum- und Tiefenwahrnehmung ist in den letzten Jahren intensiv gearbeitet worden. Russel (1932) misst die Kraft, die Ratten beim Sprung von einer Plattform zur andern aufwenden. Er stellt fest, dass diese mit

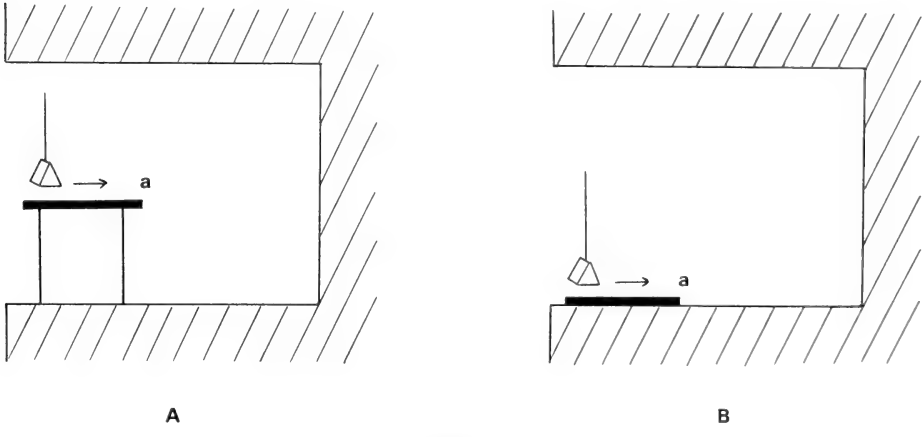


Abb. 7.

Versuchsanordnung zur Prüfung des Verhaltens junger Lummenküken an einem Abgrund
A. mit 80 cm hohem Abgrund B. Kontrollversuch, ohne Abgrund
Beschreibung im Text

der Distanz korelliert ist. Die Ratten müssen vor dem Sprung die Entfernung der zu erreichenden Plattform genau abgeschätzt haben.

Walk und Gibson führen verschiedene Experimente mit einer speziellen Versuchsanlage, dem „Visual Cliff" durch (Walk, Gibson und Tighe 1957, Gibson und Walk 1960, Walk und Gibson 1961). Das zu prüfende Tier hat die Wahl, eine von zwei horizontalen Flächen zu betreten. Die erste befindet sich auf seiner eigenen Höhe, die zweite ist nach unten versetzt, auf der Höhe des Versuchstieres aber mit einer Glasplatte überdeckt. Auf diese Weise entsteht ein scheinbarer, optisch wahrzunehmender Abgrund. Dieser wird von allen geprüften Arten (Vögel und Säuger) irgendwie wahrgenommen und gemieden.

Bei Lummenküken gewinnt diese Frage eine besondere Bedeutung, können sie doch auf ihren Brutplätzen mit dem Abgrund konfrontiert werden. Es ist denkbar, dass sie ihn wahrnehmen und deshalb zur Felswand zurückweichen.

Versuch III: Ein Küken wird auf einer um 80 cm erhöhten Holzplatte unter eine Elternattrappe gesetzt. Die ganze Einrichtung ist in einem hell-dunkel-

Gefälle aufgestellt (von links Tageslicht, nach rechts ein immer dunkler werdender Raum) (*Abb. 7*). Dadurch wird dem Küken eine Laufrichtung vorgegeben (Phototaxisversuch). Im Kontrollversuch verwenden wir dieselbe Anordnung, jedoch ohne den 80 cm hohen Abgrund. Geprüft werden 16 dreitägige, unerfahrene Tiere.

Ergebnis: Die Tiere bewegen sich sofort nach Hochziehen der Attrappe zu Kante a. Im Versuch A (80 cm Abgrund) wird diese von keinem der acht geprüften Küken überschritten. Alle stoppen 3—5 cm vor dem Abgrund. Dieser wird irgendwie optisch wahrgenommen (Abb. 8). Im Kontrollversuch B wird

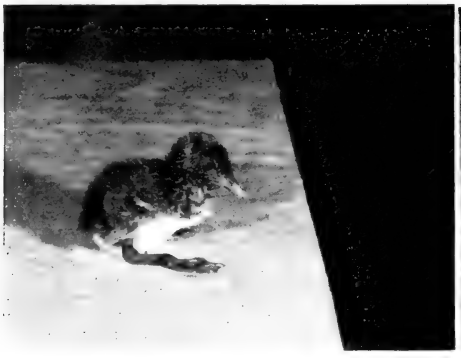


ABB. 8.

Versuch mit 80 cm hohem Abgrund. Ein dreitägiges Küken stoppt einige cm vor der Kante

ABB. 9.

Kontrollversuch. Die Kante wird in direktem Lauf überschritten

die Kante a von allen acht Tieren in direktem Lauf überschritten (Abb. 9). Das Verhalten der beiden Gruppen ist verschieden ($P=0{,}002$). Junge Lummenküken realisieren und meiden einen Abgrund.

Unklarheit herrscht über die für die Tiefenwahrnehmung verantwortlichen Faktoren. WALK (1965) geht in einer zusammenfassenden Arbeit auf diese Probleme ein. Stereoskopisches Sehen bietet keine ausreichende Erklärung, da Einäugigkeit das Tiefenwahrnehmungsvermögen nicht beeinflusst. Ein nur mit einem Auge sehendes, 10 Monate altes Kind betrat nie die Abgrundseite des Visual Cliff (WALK und DODGE 1962). Einäugige Haushuhnküken picken ebenso treffsicher nach Körnern wie zweiäugige (BENNER 1938). Auch die Akkomodation reicht zu einer Erklärung nicht aus (WALK 1965).

EMLEN (1963) vergleicht Silbermöwenküken aus Bodennestern mit solchen aus Felsennestern. Die letzteren sind schwerer dazu zu bringen, von einer Plattform herunter zu springen. Der Autor zeigt, dass das verschiedene Verhalten von den Umweltbedingungen während der Aufzucht abhängt. Werden Bodennestküken durch einen Zaun in ihrer Bewegungsfreiheit eingeengt, so verhalten sie sich

ABB. 10.

Absprung eines ca. 22 Tage alten Lummenkükens. Der Altvogel (Ringellumme) steht passiv daneben. Er wird dem Küken kurze Zeit nach der letzten Aufnahme folgen

ebenso absprungscheu wie Felsenküken. SMITH (1966) stellt ähnliche Verhaltensunterschiede bei in Fels- und Bodennestern ausgebrüteten Küken von *Larus glaucoides* fest.

E. DER LUMMENSPRUNG

Im Alter von 18—25 Tagen verlassen die Küken ihren Brutplatz. Ohne die volle Flugfähigkeit erreicht zu haben, springen sie von den hohen Felswänden herunter. Die starke Bindung an Elter und Brutplatz, Faktoren, die das Küken auf dem Gesimse festhielten, müssen abgeschwächt worden sein. Neue Komponenten sind wirksam geworden. USPENSKI (1956), PENNYCUICK (1956) und KARTASCHEW (1960) beschreiben, wie der Elter vorausspringt und damit für das Küken einen direkten Anreiz zum Nachfolgen darstellt. Im Gegensatz dazu stehen die Beobachtungen von PERRY (1940), KAY (1947), NØRREVANG (1958), TSCHANZ (1959) und GREENWOOD (1960) bei Trottellummen und CLARKE (1898), LØVENSKIOLD (1954) und TUCK (1961) bei Dickschnabellummen. Alle diese Autoren stellen fest, dass das Küken voraussspringt, und der Elter ihm in kurzer Entfernung folgt. Im Verlauf der eigenen Untersuchungen konnten 15 Küken beim Absprung beobachtet werden. In keinem der Fälle war ein Anreiz durch den voraussspringenden Elter vorhanden. Das Küken war der aktive Teil, es sprang zuerst, der Altvogel folgte in wenigen Metern Entfernung (Abb. 10). Nach USPENSKI (1956) und KARTASCHEW (1960) werden die Küken in den letzten Tagen nicht mehr gefüttert. Der Hunger soll sie schliesslich zum Sprung veranlassen. Auch dies muss bezweifelt werden. Leider fehlt noch ein grösseres Zahlenmaterial. Bei einem Tier konnte sechs Stunden vor dem Sprung eine Fütterung beobachtet werden. TSCHANZ (1959) stellte bei drei Tieren am Vortage des Sprunges Fütterungen fest.

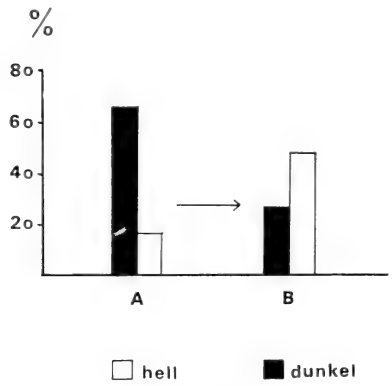


ABB. 11.

Vergleich des Verhaltens von frischgeschlüpften und absprungreifen Küken im Phototaxisversuch

A. frischgeschlüpfte Tiere
1 Stunde alt

B. absprungreife Tiere
18—25 Tage alt

Feldbeobachtungen liessen die Vermutung aufkommen, dass sich die Beziehung der Küken zu den Helligkeitsverhältnissen auf dem Gesimse ändert. Wir prüfen diese Möglichkeit im Versuch IV.

Versuch IV: 16 unmittelbar nach ihrem Sprung gefangene, wilde Küken werden im schon früher beschriebenen Phototaxisversuch geprüft. Die Verhältnisse müssen, dem Tiere angepasst, leicht verändert werden. Da sprungreife Küken

grösser und wesentlich beweglicher sind als die frischgeschlüpften, ist die Anordnung doppelt so gross. Die Versuchsdauer wird auf 30 Min. verkürzt. Alle andern Faktoren (Form der Versuchsanordnung, Helligkeitsverhältnisse) bleiben gleich.

Ergebnis: Sprungreife Lummenküken verhalten sich positiv phototaktisch. „Hell" wird vor „dunkel" bevorzugt ($P = 0{,}01$). Vergleichen wir mit den frischgeschlüpften Tieren, so stellen wir einerseits eine schwächere Beziehung zu „dunkel" ($P = 0{,}01$), andererseits eine stärkere zu „hell" fest ($P = 0{,}01$) *(Abb. 11)*.

Diese Umstellung hilft mit, die Loslösung der Küken vom Brutplatz zu verstehen. Sie werden nun nicht mehr durch die Helligkeitsverhältnisse zur Felswand hin, sondern von dieser weggeleitet.

Diskussion

Junge Lummenküken sind durch ein Mehrfaktorensystem so gut an ihre exponierten Brutplätze angepasst, dass Verluste durch Absturz nahezu unmöglich erscheinen. Leider ist darüber kaum Zahlenmaterial vorhanden. Von 45 vom Schlüpfen bis zum Sprung beobachteten Tieren ging eines durch Absturz verloren. Vorgang und Ursache des Absturzes sind nicht bekannt. Das Tier wurde 12 Stunden nach der letzten Beobachtung 20 m unter seinem Brutplatz tot aufgefunden. Es dürfte sich hier um einen Einzelfall handeln. Der wirkliche Prozentsatz wird wesentlich tiefer liegen.

Neben den in dieser Arbeit untersuchten Faktoren könnten noch weitere von Bedeutung sein. Sicher spielt gute Lernfähigkeit eine gewisse Rolle. Die Tiere scheinen sehr rasch zu lernen, dass Kontakt-, Dunkelheits- und Wärmebedürfnis unter einem Altvogel befriedigt werden können. Dank dieser Lernfähigkeit kommen wahrscheinlich schon sehr früh Ortsdressuren, d.h. feste Bindungen an den eigenen Brutplatz zustande.

Mit der Umstellung der Phototaxis wurde ein erster Ansatz für eine Verhaltensänderung gefunden. Offen bleibt, wann und in welcher Weise sie erfolgt. Auffallend ist, dass der Lummensprung immer am Abend (20.00 bis 24.00 Uhr) erfolgt. Dies dürfte mit grosser Wahrscheinlichkeit mit den Helligkeitsbedingungen zusammenhängen. Es wäre zu überprüfen, ob sich sprungreife Küken bei extremen Bedingungen, z.B. 88000 Lux (Mittag, Sonne), negativ phototaktisch verhalten, um erst bei mässiger Helligkeit (5600 Lux, Versuch IV) positiv zu reagieren.

Zusammenfassung

Lummenküken wachsen meist auf schmalen, exponierten Felsbrutplätzen auf. Sie müssen in irgend einer Weise an diese Verhältnisse angepasst sein. Die 18—25 Tage alten Tiere verlassen die Gesimse. Ohne die volle Flugfähigkeit er-

reicht zu haben, springen sie von den hohen Felswänden herunter. Die das Küken vor dem Absturz bewahrenden Faktoren und ihre Änderung im Hinblick auf den Lummensprung, sind Gegenstand dieser Arbeit.
Wie eingehende Feldbeobachtungen zeigen, verbringen Lummenküken 95% ihrer ersten Lebenstage gut geschützt unter einem der Altvögel.
Vom Elter verlassene Tiere bewegen sich sofort und immer vom Abgrund weg zur Felswand hin.
Experimentell wird an 290 im Brutkasten ausgebrüteten Tieren folgendes nachgewiesen: Frischgeschlüpfte Lummenküken zeigen eine ausgeprägte negative Phototaxis. Sie werden dadurch vom Abgrund weg zur Felswand hin geleitet.
Sie besitzen ein ausgeprägtes Kontaktbedürfnis. Am besten kann dieses zwischen Körper und Flügel des Altvogels befriedigt werden. Bei dessen Abwesenheit könnte die Kontaktmöglichkeiten bietende Wand anziehend wirken.
Kontakt ist wichtiger als Dunkelheit.
Dreitägige, unerfahrene Tiere meiden einen Abgrund. Sie nehmen ihn irgendwie optisch wahr.
Absprungreife, wilde Tiere reagieren im Experiment positiv phototaktisch.
Im Laufe ihrer Entwicklung hat sich die Beziehung zu den Helligkeitsverhältnissen auf dem Gesimse geändert. Damit ist eine Voraussetzung zum Verlassen des Felsens gegeben.

Résumé

Les poussins de Guillemots vivent généralement sur de petites corniches rocheuses, étroites et exposées. Ils doivent être adaptés d'une façon ou d'une autre à ces conditions. A l'âge de 18 à 25 jours, sans avoir acquis leur pleine capacité de vol, ils sautent dans le vide du haut de la corniche. Le présent travail étudie les facteurs qui préviennent la chute des poussins et leurs changements aboutissant au saut.

Les poussins passent 95 à 96% du temps, pendant les premiers jours, à l'abri d'un adulte. En absence de l'adulte, ils se déplacent toujours et immédiatement en s'éloignant du vide et vers la paroi rocheuse.

Dans les divers emplacements de nidification, la luminosité est au moins quatre fois plus forte vers l'extérieur que du côté de la muraille. Les jeunes poussins présentent une net phototaxie négative, ce qui les éloigne du vide vers la paroi. Ils ont un besoin de contact qui est satisfait au mieux entre le corps et l'aile de l'adulte, mais en son absence, la muraille peut fournir une certaine possibilité de contact. Le contact est plus important que l'obscurité.

Des poussins de 3 jours, sans expérience, évitent le précipice, qu'ils perçoivent optiquement. Les jeunes plus âgés, prêts à sauter, ont une phototaxie positive, ils ont donc subi un changement au cours de leur développement.

Summary

Guillemot chicks usually grow up on narrow, exposed cliff ledges. When they are 18-25 days old, before having attained their full flying ability, they jump from the high rock face. The behavioural adaptations protecting the chick from falling and their alteration at fledging time are the subject of this study.

Field observations reveal, that wild Guillemot chicks spend 95% of their first days of life protected under one of the parent birds.

Exposed chicks, left by the parent, always move from the edge of the precipice to the rock wall.

Experiments with 250 incubator-hatched and hand-reared Guillemot chicks indicate the following: Newly hatched chicks show a pronounced negative phototaxis. This leads them from the precipice to the rock wall.

They show a distinct need for physical contact. This is satisfied between body and wing of the parent bird. In the parents' absence the possibility for contact with the wall may attract the chick.

Three-day-old, inexperienced birds are able to perceive a precipice optically and avoid it.

Sixteen wild chicks, tested at fledging age, showed a positive phototaxis. During development their response to light relationships on the ledge has changed, thus providing one of the conditions for leaving the cliff.

LITERATUR

BENNER, E. 1928. *Untersuchungen über die Raumwahrnehmung der Hühner.* Z. wiss. Zool. 151: 382—444.

CULLEN, E. 1957. *Adaptions in the kitiwake to cliff-nesting.* Ibis vol. III 2: 283—301.

EMLEN, J. T. 1963. *Determinants of cliff edge and escape responses in herring gull chicks in nature.* Behaviour 22: 1—15.

FANTZ, R. L. 1957. *Form preferences in newly hatched chicks.* J. comp. physiol. Psychol. 50: 422—430.

— 1961. *The origin of form perception.* Sci. Amer. 204 (5): 66—72.

GIBSON, E. J. and R. D. WALK, 1960. *The „visual cliff".* Sci. Amer. 204 (3): 139—148.

GREENWOOD, J. 1964. *The Fledging of the Guillemot (Uria aalge) with notes on the Razorbill (Alca torda).* Ibis 106: 469—481.

HEDIGER, H. 1941. *Biologische Gesetzmässigkeiten im Verhalten von Wirbeltieren.* Mitt. Naturf. Fes. Bern.

HESS, E. H. 1961. *Shadows and depth perception.* Sci. Amer. 204 (3): 139—198.

JOHNSON, R. 1941. *Nesting behavior of the Atlantic Murre.* Auk vol. 58 No. 2: 153—163.

KARTASCHEW, N. N. 1960. *Die Alkenvögel des Nordatlantiks.* Neue Brehmbücherei. Wittenberg Lutherstadt.

KAY, G. T. 1947. *The young Guillemots flight to sea.* Brit. Birds 40: 156-157.

LØVENSKIOLD, D. H. L. 1954. *Studies on the avifauna of Spitzbergen.* Norsk Polarinst. Skr. 103.

NEALY, S. M. and B. EDWARDS. 1960. *„Depth perception" in rats without patternvision experience.* J. comp. physiol. Psychol. 53: 468—469.

NØRREVANG, A. 1958. *On the Breeding Biology of the Guillemot (Uria aalge Pont.).* Dansk Ornith. For. Tidskr. 52: 48—74.

OBERHOLZER, A. und B. TSCHANZ. 1968. *Zum Verhalten der jungen Trottellumme (Uria aalge) gegenüber Fisch.* Rev. suisse Zool. 75: 43—51.

PENNYCUICK, C. J. 1956. *Observations on a Colony of Brünnich's Guillemot (Uria lomvia) in Spitzbergen.* Ibis 98: 80—99.

RIESEN A. H. and L. AARONS. 1959. *Visual movement and intensity discrimination in cats after early deprivation of pattern vision.* J. comp. physiol. Psychol. 52: 142—149.

RUSSEL, J. T. 1932. *Depth discrimination in the rat.* J. gen. psychol. 40: 136—159.

SMITH, N. G. 1966. *Adaptions to Cliff-Nesting in some arctic Gulls (Larus).* Ibis 108: 68—83.

SOUTHERN, H. N., R. CARRINK, W. G. POTTER. 1965. *The Natural History of a Population of Guillemots (Uria aalge).* J. Anim. Ecol. 34: 649—665.

STORER, R. W. 1952. *A comparison of variation, behavior and evolution in the seabird genera Uria and Cephus.* Univ. Calif. Publ. Zool. 52 (2): 121—122.

TALLARICO, R. B. 1962. *Studies of visual depth perception: IV. Comparison of texture densities on a visual cliff by chicks.* Percept. mot. Skills 15.

— and W. M. FARRELL, 1964. *Studies of visual depth perception: an effect of early experience on chicks on a visual cliff.* J. comp. physiol. Psychol. 57: 94—96.

TSCHANZ, B. 1959. *Zur Brutbiologie der Trottellumme (Uria aalge aalge Pont.)* Behaviour 14: 1—100.

— 1964. *Beobachtungen und Experimente zur Entstehung der „persönlichen" Beziehung zwischen Jungvogel und Eltern bei Trottellummen.* Verh. d. Schweiz. Naturf. Ges. Zürich: 211—216.

— 1968. *Trottellummen (Uria aalge aalge Pont.).* 4. Beiheft, Z. f. Tierpsychol.

TUCK, L. M. 1960. *The Murres. Their distribution, populations and biology. A study of the genus Uria.* Ottava.

WAGNER, G., B. TSCHANZ, K. KÜNG. 1957. *Die Vogelinseln von Røst (Lofoten).* Mitt. Naturf. Ges. Bern NF 15: 60—91.

WALK, R. D., E. J. GOBSON, T. J. TIGHE. 1957. *Behavior of light- and dark-reared rats on a visual cliff.* Science, 126: 80—81.

— and E. J. GIBSON. 1961. *A comparative and analytic study of visual depth perception.* Psychological Monographs 75 (15): 1—44.

— and S. H. DODGE. 1962. *Visual depth perception on a 10-month-old monocular human infant.* Science, 137: 529—530.

— 1965. *The study of visual depth and distance perception in animals.* Adv. Study Behav. 1: 99—154.

PUBLICATIONS

DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & Cie, libraires à Genève

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc.	1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.—
	2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	12.—
	3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	42.—
	4.	ISOPODES par J. CARL	8.—
	5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	5.50
	6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	18.—
	7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	18.—
	8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	18.—
	9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	11.—
	10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	3.50
	11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	38.—
	12.	DÉCAPODES par J. CARL	11.—
	13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	11.—
	14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	18.—
	15.	AMPHIPODES par J. CARL	12.—
	16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	17. 50
	17.	CESTODES par O. FUHRMANN	30.—
	18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	68.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. de SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte — Fr. 6.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK

APPARTENANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1re partie — FOSSILES — 1 vol. 4° avec 117 planches — Fr. 300.—

COLLEMBOLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen — Fr. 24.—

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 76 — FASCICULE 4

Pages

N° 43. Luzia GLAUS-MOST. Zur Lichtreaktion der isolierten Froschiris . . 799-848

N° 44. N. F. GOLDSMITH, H. HUGGEL and H. K. URY. Serum electrolytes and clotting factors in rats during blood loss by cardiac puncture: Effect of Norethynodrel with Mestranol on serum Magnesium 849-864

N° 45. Franziska BRIEGEL-HANIMANN. Ionenaustauschchromatographische Untersuchungen der freien Aminosäuren und Derivate während der Embryogenese bei Amphibien. 865-901

N° 46. A.-M. MAEDER. Trématodes de Batraciens de Côte d'Ivoire 903-918

N° 47. Pio FIORONI. Zum embryonalen und postembryonalen Dotterabbau des Flusskrebses (*Astacus ;* Crustacea malacostraca, Decapoda) . 919-946

N° 48. Roland BOURDON. *Xanthias punctatus* (H. Milne Edwards), nouvel hôte pour *Gigantione moebii* Kossmann 947-952

N° 49. W. O. CERNOHORSKY. The types of the Lamarck Collection in the Museum d'Histoire Naturelle in Geneva. Recent Mollusca of the Genera *Mitra, Columbella* (part) and *Cancellaria* (part) 953-994

N° 50. G. PILLERI und M. GIHR. Das Zentralnervensystem der Zahn- und Bartenwale 995-1037

N° 51. Volker MAHNERT. Funde von *Myotis oxygnathus* (Monticelli) 1885 in Nordtirol (Oesterreich) und in der Schweiz 1039-1044

N° 52. E. DOBER, und P. A. TSCHUMI. Entwickeln sich die Extremitäten von *Xenopus laevis* Daud. ohne Epidermisleiste ? 1046-1055

N° 53. A. M. DU BOIS, R. MARTIN DU PAN, B. KOECHLI et A. M. HYDE. Effects de l'exercice physique sur la teneur en RNA des motoneurones 1055-1063

N° 54. Hans MISLIN. Erregungsleitung und Erregungsausbreitung in der Vena portae der weissen Maus *(Mus musculus f. alba)* 1063-1070

N° 55. V. SCHMID und P. TARDENT. Zur Gametogenese von *Podocoryne carnea* M. Sars 1071-1078

N° 56. Peter VOGEL. Beobachtungen zum intraspezifischen Verhalten der Hausspitzmaus (*Crocidura russula* Hermann, 1870). 1079-1086

N° 57. Rüdiger WEHNER und Reiner SCHÜMPERLI. Das Aktionsspektrum der phototaktischen Spontantendenz bei *Drosophila melanogaster* 1087-1095

N° 58. V. ZISWILER. Adaptive Radiation innerhalb der Prachtfinkengattung *Erythrura* Swainson 1095-1105

N° 59. B. BRUDERER und J. JOSS. Methoden und Probleme der Bestimmung von Radarquerschnitten frei fliegender Vögel 1106-1118

N° 60. A. SCHOLL und H. M. EPPENBERGER. Multiple Formen der Kreatin Kinase bei Fischen 1119-1131

N° 61. J. WEHRLIN und B. TSCHANZ. Cliff-Response bei Trottellumen *(Uria aalge)* 1132-1145

IMPRIMÉ EN SUISSE

N. MANCHESTER, INDIANA
JAN. 71

de zoologie.

59.06 L094)G2

ower's Name | Date Returned

Med. Lib. S-13 MAY 9 1973

nter Lib. S-10 APR 18 1984

JAN 7 1992

AMNH LIBRARY
100163687